ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 66
5
МАЙ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 66 (1981) № 5

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. З. Петрова* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 9.02.81. Подписано к печати 22.04.81. М-20007. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2+2$ вкл. ($^1/_4$ печ. л.)=
=13.65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.94. Тираж 2726. Тип. зак. 110.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.132

О. В. Заленский, Т. А. Глаголева, Е. В. Некучаева

МЕТАБОЛИЗМ УГЛЕРОДА У НЕКОТОРЫХ ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ С СУККУЛЕНТНЫМИ АССИМИЛЯЦИОННЫМИ ПОБЕГАМИ

O. V. ZALENSKY, T. A. GLAGOLEVA, E. V. NEKUCHAEVA. CARBON METABOLISM IN SOME DESERT PLANTS WITH SUCCULENT ASSIMILATING ORGANS

У растений с суккулентными ассимиляционными побегами (из сем. *Chenopodiaceae*) в условиях Юго-Восточных Каракумов исследовали признаки, характерные для C_4-растений и растений с метаболизмом органических кислот, происходящим по типу толстянковых (в английской литературе — САМ). По первым продуктам фотосинтеза (малат и аспартат) и величине изотопной дискриминации (—12, —13‰) исследуемая группа близка к C_4-растениям. С другой стороны, у этой группы проявляются признаки САМ-растений: суточные колебания в величинах pH и титруемой кислотности. В ночные часы эти растения могут фиксировать CO_2, хотя интенсивность темновой фиксации $C^{14}O_2$ не превышает 2% интенсивности фотосинтеза. Основными продуктами темновой фиксации, как и при фотосинтезе, являются малат и аспартат. Показано, что органические кислоты, образовавшиеся в ночное время, могут быть использованы в утренние часы для синтеза веществ углеводной природы. Таким образом, для изученных растений характерен своеобразный тип фотосинтетического метаболизма, сочетающий в себе черты как C_4-, так и САМ-растений.

Как известно, в последнее время большое внимание уделяется изучению особенностей метаболизма C_3-, C_4- и САМ-растений. Интерес к последней группе значительно усилился за последнее десятилетие благодаря сходству биохимических путей усвоения CO_2 у C_4- и САМ-растений.

Как известно, C_3-, C_4-, а также САМ-растения различаются по ряду признаков. Такие показатели, как анатомическое строение, интенсивность фотосинтеза, эффект Варбурга, фотодыхание, активность карбоксилирующих ферментов, величина изотопной дискриминации, величина углекислотного компенсационного пункта, широко используются в литературе для установления принадлежности исследуемых растений к той или иной группе (Osmond, 1970; Black, 1973; Lange, Lösch, 1979).

Некоторые из этих признаков были исследованы у пустынных растений Юго-Восточных Каракумов (Вознесенский, 1977; Заленский, 1977). Выяснилось, что по анатомическому строению ассимилирующих органов эти растения можно разделить на три группы: 1) виды с обычным строением мезофилла (C_3-растения); 2) виды, имеющие специфические клетки обкладок (C_4-растения); 3) своеобразная группа видов, например саксаул, (*Haloxylon*), у которых функцию листа выполняют суккулентные ассимилирующие побеги. Под эпидермой по периферии побега у саксаула располагаются два слоя ассимилирующих клеток: верхний слой, аналогичный клеткам палисадной паренхимы, и нижний слой округлых хлоренхимных клеток, по ультраструктуре хлоропластов подобный клеткам обкладок проводящего пучка C_4-видов (Вознесенская, 1976). Под этим слоем располагается водоносная ткань.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1981 г.

Большой интерес представляет последняя группа растений — афильные кустарники с суккулентными ассимиляционными побегами и редуцированными листьями. Среди этих растений прежде всего необходимо назвать такие эдификаторы местной флоры, как *Haloxylon aphyllum*,[1] *H. persicum*, а также кустарник *Salsola richteri*. Все они относятся к сем. *Chenopodiaceae*.

Важно отметить, что виды рода *Haloxylon* и некоторых других родов из подсем. *Salsoloideae* играют основную роль в формировании растительного покрова Сахаро-Гобийской пустынной области, особенно ее Ирано-Туранской подобласти (Лавренко, 1962). Так, около 50% площади пустыни Каракумы занимают, по подсчетам В. Л. Леонтьева (1954), саксаульники, поэтому изучение механизмов адаптации таких видов-эдификаторов представляется особенно интересным.

В Юго-Восточных Каракумах, в районе заповедника Репетек, сем. *Chenopodiaceae* представлено наибольшим числом видов — 19% всей флоры. Многие из этих растений имеют суккулентное строение ассимиляционных органов и являются галофитами. В их тканях, как у типичных галофитов (Willert et al., 1977), накапливается много ионов Na^+ и K^+ (Мирошниченко, 1978). Еще в ранних исследованиях С. И. Кокиной (1935) было отмечено, что суккулентное строение ассимиляционных органов характерно для растений, распространенных в межгрядовых долинах, где грунтовые воды сильно минерализованы, и почти не свойственно растениям барханных гряд. По представлениям автора, образование суккулентной структуры скорее обусловлено солевым режимом, чем засухой. В работе С. И. Кокиной и З. Т. Поповой (1940) было показано, что всходы черного саксаула *Haloxylon aphyllum* наиболее солеустойчивы из всех исследованных этими авторами кустарников и деревьев в районе Репетека. В работах последнего времени (Гунин, Дедков, 1978, и др.) содержатся подробные сведения об экологических режимах пустынных биогеоценозов и особенностях растений в районе Репетекского заповедника. В частности, представлены данные о возможности использования черным саксаулом, корни которого достигают уровня грунтовых вод, слабоминерализованной воды.

По данным С. С. Баславской (1946), саксаулы и солянки способны накапливать большие количества (до 25% на сухой вес) связанных органических кислот. Среди них в большинстве случаев преобладает щавелевая кислота, содержание которой часто достигает 90% общего количества кислот. В саксаулах и большинстве исследованных автором солянок найден в значительных количествах и цитрат.

Относительно фотосинтетического метаболизма углерода у представителей сем. *Chenopodiaceae* сведения довольно скудны и касаются растений, выращенных в искусственных условиях. C. B. Osmond (1970), исследовавший продукты 5-секундного фотосинтеза у 15 представителей этого семейства, показал, что основное количество C^{14} у этих растений сосредоточено в малате и аспартате. Это характерно не только для представителей рода *Atriplex*, имеющих специализированные клетки обкладки, но и для *Salsola kali* — растения с редуцированными листьями, лишенного типичных клеток обкладок. Аналогичное распределение C^{14} при фотосинтезе характерно и для другого суккулентного растения из этого же семейства — *Suaeda monoica* (Shomer-Ilan et al., 1975). В ассимилирующих органах этого растения четко выявляются три слоя клеток (Shomer-Ilan et al., 1979). Фотосинтетическая активность этих слоев различна. Наружный слой хлоренхимных клеток обнаруживает высокую активность ФЭП-карбоксилазы, а РДФ-карбоксилаза в них отсутствует. Наоборот, во втором слое хлоренхимных клеток отмечена высокая активность РДФ-карбоксилазы и НАД-маликэнзима и только следы ФЭП-карбоксилазы.

---

[1] Названия растений даны по «Флоре СССР» (тт. I—XXX) и О. А. Михельсон (1955).

Наконец, в водоносной ткани проявляется умеренная активность как ФЭП-, так и РДФ-карбоксилазы. Попытки выявления у этого растения черт САМ-метаболизма не увенчались успехом: не были обнаружены колебания в содержании органических кислот в разные часы дня — одного из надежных признаков САМ-растений.

Мы поставили перед собой задачу оценить, в какой степени у галофитных растений из сем. *Chenopodiaceae*, произрастающих в условиях пустыни Юго-Восточных Каракумов, проявляются черты САМ-растений. Для этого были исследованы кинетика включения C^{14} в процессе фотосинтеза в различные метаболиты, величины pH и титруемой кислотности в разные часы дня, величина изотопной дискриминации в темновая фиксация $C^{14}O_2$.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования служили афильные виды из сем. *Chenopodiaceae* — *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum* (черный и белый саксаулы) и суккулентные растения с редуцированными листьями — *Salsola richteri* (черкез) и *Aellenia subaphylla* (чогон). Для сравнения было изучено растение из этого же семейства с хорошо выраженными листьями — *Atriplex dimorphostegia*, а также растения из других семейств.

Фотосинтез и метаболизм углерода определяли с помощью радиометрического метода при 0.04% CO_2. У *Haloxylon aphyllum* исследовали кинетику включения $C^{14}O_2$ при коротких экспозициях (5—120 с). Условия постановки опытов описаны ранее (Глаголева и др., 1975). Радиохимический анализ выполняли по схеме, принятой в лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Вознесенский и др., 1965). Определение радиоактивности веществ водно-спиртовой фракции проводили с помощью тонкослойной хроматографии. В качестве адсорбента использовали целлюлозу. Растворителем в первом направлении служила смесь бутанол—муравьиная кислота—вода в соотношении 6 : 1 : 2, а во втором направлении — смесь пропиловый спирт—изопропиловый спирт—аммиак в соотношении 1 : 1 : 1. Ошибка определения не превышала ±10%.

Радиоактивность отдельных соединений определяли жидкостно-сцинтилляционным методом. В качестве сцинтилляционного растворителя использовали толуол. Подсчет числа распадов радиоактивного углерода производили в приборе Изокап-300.

При измерении pH из листьев или ассимиляционных побегов выжимали клеточный сок. Для обесцвечивания экстракт быстро кипятили, величину pH устанавливали по универсальной индикаторной бумаге с точностью до ±0.1 pH. Отбор проб для определения pH и титруемой кислотности проводили, как правило, в утренние (6—7) и вечерние (21—22) часы. Так как органические кислоты в исследованных растениях находятся в связанном состоянии, после их извлечения из свежего материала водный экстракт пропускали через катионит Дауэкс-50 и кислоты титровали 0.05 н. NaOH. Количество органических кислот выражали в миллиграмм-эквивалентах на 1 г сырого веса.

Для определения величин темновой фиксации CO_2 ассимиляционные побеги и листья помещали в листовую камеру. Опыты начинали не ранее 22 ч, когда растения в течение 2 ч находились в темноте. В камеру с листьями и побегами вводили $C^{14}O_2$ при концентрации 0.04% и удельной радиоактивности около 200 мКюри/л CO_2. Экспозиция в атмосфере $C^{14}O_2$ составляла 30 мин. Поскольку в процессе темнового дыхания выделяется немеченная CO_2, то происходит сильное уменьшение удельной радиоактивности CO_2, поэтому через каждые 5 мин газовую смесь в камере обновляли.

В опытах, где исследовали судьбу образовавшихся в темноте ассимилятов, на неотделенные побеги саксаула надевали полиэтиленовые мешочки, в которые вводили $C^{14}O_2$. Экспозиция — 30 мин, пробы для ана-

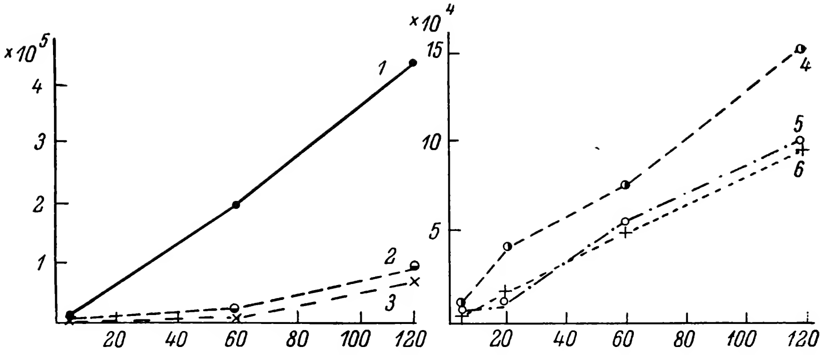


Рис. 1. Кинетика включения $C^{14}O_2$ при фотосинтезе у *Haloxylon aphyllum*.

Интенсивность света 100 тыс. лк, концентрация CO_2 — 0.04%, удельная радиоактивность — 100 мКюри/л CO_2. Температура в камере 28—30°.

По оси абсцисс — время (в с), *по оси ординат* — радиоактивность (расп./мин на пробу). *1* — общая радиоактивность, *2* — фосфаты сахаров, *3* — сахароза, *4* — малат, *5* — аланин, *6* — аспартат.

лиза брали сразу после окончания экспозиции и далее через определенные интервалы времени.

Изотопную дискриминацию $\delta C^{13}/C^{12}$ определяли по общепринятой методике на масс-спектрометре.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Кинетика включения $C^{14}O_2$ при фотосинтезе

На рис. 1 представлены данные типичного кинетического опыта по распределению C^{14} у *Haloxylon aphyllum*. Обращает на себя внимание, что основное количество C^{14}, так же как у типичных C_4-растений, включается в малат и аспартат (около 80% общей радиоактивности материала). О близости первичного фотосинтетического метаболизма этого растения к C_4-метаболизму свидетельствует и другая серия опытов, где был использован метод «глотка» (Гедемов, 1973). При перемещении растений после 10 с фотосинтеза из атмосферы $C^{14}O_2$ в обычный воздух в малате и аспартате отмечали убыль радиоактивности и соответствующее увеличение метки в фосфатах сахаров и свободных сахарах.

Иное распределение C^{14} было отмечено при исследовании метаболизма углерода у этого растения при снижении температуры (табл. 1). Общее поглощение углерода при 10° (по сравнению с 20°) снижается на 20—30%; при этом распределение C^{14} среди отдельных органических веществ резко меняется. Так, при 10° более 50% общей радиоактивности материала включается в интермедиаты цикла Кальвина, главным образом в фосфаты сахаров. Такое распределение C^{14}, как известно, характерно для типичных C_3-растений.

ТАБЛИЦА 1

Распределение C^{14} среди отдельных органических веществ в ассимиляционных органах *Haloxylon aphyllum* при разной температуре (интенсивность света 100 тыс. лк, экспозиция 60 с, май 1977 г.)

Температура, °C	Общая радиоактивность, 10^5 имп./мин г сух. веса	Малат	Аспартат	Фосфаты сахаров	Сахароза + + глюкоза	Аланин
		% общей радиоактивности				
10	15.0	3	2	41	10	1
20	15.8	30	14	14	12	8

Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что распределение C^{14} среди органических веществ у *H. aphyllum* может изменяться в зависимости от температурного фактора. По-видимому, это связано с различной температурной зависимостью основных карбоксилирующих ферментов фотосинтетического метаболизма.

2. Величина изотопной дискриминации δ C^{13}/C^{12}

У представителей растений из трех групп, выделенных нами по анатомическому строению, было проведено определение величин изотопной дискриминации δ C^{13}/C^{12}. Как и у типичных C_4-растений (Black, 1973), у *Aristida karelinii* и *Atriplex dimorphostegia* δ C^{13}/C^{12} составляет —12, —13$^0/_{00}$ (табл. 2). Близкие к этим величины оказываются у исследованных нами растений с суккулентными ассимиляционными побегами — *Haloxylon persicum* и *Salsola richteri*. Сходная величина изотопной дискриминации была получена для *Salsola aphylla*, произрастающей в пустыне Намиб в Африке (Mooney et al., 1977). У изученных C_3-растений, как и следовало ожидать, δ C^{13}/C^{12} составляет от —21 до —27$^0/_{00}$ (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Изотопная дискриминация $\delta C^{13}/C^{12}$ у растений Каракумов

Тип метаболизма	Вид	δ C^{13}/C^{12}, ‰
C_4	*Aristida karelinii*	—12.5
	Atriplex dimorphostegia	—13.1
CAM?	*Haloxylon persicum*	—11.8
	Salsola richteri	—13.8
C_3	*Ephedra strobilacea*	—21.2
	Tamarix ramosissima	—27.1
	Populus pruinosa	—24.8
	Senecio subdentatus	—26.2
	Rheum turkestanicum	—23.8
	Smirnowia turkestana	—25.0

3. Величина pH и титруемая кислотность в разное время суток

Из данных табл. 3 видно, что у представителей растений с суккулентным строением ассимиляционных органов имеются отчетливые различия величин pH в утренние и вечерние часы.

В утренние часы pH клеточного сока ассимиляционных органов этих растений имеет минимальное значение 4.8—5.2, а в вечерние часы возрастает до 5.4—6.1. У другого растения этого же семейства с хорошо развитыми листьями (*Chenopodium murale*) имеется только тенденция к суточным колебаниям pH, а у *Atriplex dimorphostegia* величина pH в разные часы дня была постоянной (табл. 3).

Предпринятая нами попытка определить, с какими погодными факторами связан максимальный размах изменений в величине pH, показала, что они в первую очередь связаны с условиями, при которых осуществляется фотосинтез в течение дня. Так, в ясные солнечные дни повышение величины pH в течение дня имело максимальные значения (табл. 4).

В литературе имеются указания на то, что в определении размаха изменений в содержании органических кислот в разное время суток главная роль принадлежит светлому периоду (Kaplan et al., 1976).

Особо следует отметить нетипичный по погодным условиям влажный и холодный период весны 1978 г., в который не были отмечены суточные колебания pH.

ТАБЛИЦА 3

Величина pH клеточного сока в ассимиляционных органах пустынных растений в разное время суток

Вид	Время суток, ч	pH 1973 г.	pH 1977 г.
Haloxylon aphyllum	6	4.8	5.1
	12	5.2	5.6
	22	6.1	6.0
Aellenia subaphylla	6	4.5	4.5
	12	5.5	5.4
	22	5.6	5.6
Salsola richteri	6	4.5	4.5
	12	5.2	5.1
	22	5.5	5.4
Horaninowia ulicina	6	5.1	5.1
	22	5.8	5.8
Atriplex dimorphostegia	6	—	5.4
	12	—	5.4
	22	—	5.4

ТАБЛИЦА 4

Влияние погодных условий на изменение величины pH за день

Дата определений	Погодные условия	Вид: *Haloxylon aphyllum*, часы 6	22	*Salsola richteri*, часы 6	22	*Aellenia subaphylla*, часы 6	22
1973							
10 V	Ясно	4.9	5.9	4.8	5.5	5.2	6.1
13 V	Облачно	5.2	5.4	5.2	5.2	5.3	5.5
14 V	Ясно	4.8	6.1	4.5	5.5	5.1	6.1
1977							
10 V	Ясно	4.9	5.5	4.5	5.2	4.6	5.5
12 V	Облачно	5.0	5.1	4.8	5.0	4.5	4.8

ТАБЛИЦА 5

Титруемая кислотность в ассимиляционных побегах в разное время дня

Вид	Титруемая кислотность, мэкв/г сыр. веса; время суток, ч: 6	13	20
Haloxylon aphyllum	12.5	8.5	9.4
Aellenia subaphylla	7.4	4.3	7.0
Salsola richteri	5.7	4.2	5.2
S. praecox	6.5	4.3	5.0
Horaninowia ulicina	7.5	5.0	6.4

У *Haloxylon aphyllum* и *Aellenia subaphylla* параллельно с определениями pH проводили измерения титруемой кислотности. Свободные органические кислоты были обнаружены в небольшом количестве (около 2%) только у *Aellenia subaphylla*. Как видно из табл. 5, титруемая кислотность в утренние часы на 30—40% больше, чем в вечерние. По абсолютному содержанию органических кислот все исследованные виды имеют малые различия, за исключением *Haloxylon aphyllum*, у которого накапливается максимальное количество органических кислот.

4. Темновая фиксация $C^{14}O_2$

У представителей различных семейств было проведено сравнительное определение величин темновой фиксации $C^{14}O_2$ (табл. 6). Как оказалось, в условиях наших определений в мае величины темновой фиксации были невелики, в основном они составляли менее 1% интенсивности фотосинтеза. Тем не менее у растений с суккулентными ассимиляционными органами величины темновой фиксации были несколько выше по сравнению с представителями растений из других семейств. У *Aellenia subaphylla* по этому показателю были отмечены максимальные значения (около 2% от интенсивности фотосинтеза), однако абсолютные величины и у этого растения были менее 0.2 мг/г сух. веса. Интенсивность темновой фиксации в период наблюдений не превышала интенсивности темнового дыхания. Необходимо отметить, что приводимые величины интенсивностей темновой фиксации могут быть несколько занижены, поскольку экспозиции в атмосфере $C^{14}O_2$ при определении темновой фиксации были достаточно велики (30 мин): при этом вновь образовавшиеся метаболиты (как будет показано ниже) быстро вовлекаются в процесс темнового дыхания.

ТАБЛИЦА 6

Интенсивность темновой фиксации $C^{14}O_2$ у пустынных растений

Тип метаболизма	Вид	Интенсивность фотосинтеза	Интенсивность темновой фиксации	Темновая фиксация/фотосинтез, в %
		10^2 имп./мин г сух. веса		
CAM?	*Aellenia subaphylla*	288	16	1.8
	Salsola richteri	100	6	0.6
	Haloxylon aphyllum	150	6	0.4
C_4	*Aristida karelinii*	700	7	0.1
	Atriplex dimorphostegia	490	5	0.1
C_3	*Horaninowia ulicina*	270	9	0.3
	Tournefortia sogdiana	180	6	0.3
	Chenopodium murale	780	8	0.1
	Smirnowia turkestana	680	7	0.1
	Convolvulus korolkowii	290	3	0.1
	Populus pruinosa	300	3	0.1

У ряда видов было определено включение $C^{14}O_2$ в состав продуктов темновой фиксации (табл. 7). У *Haloxylon aphyllum* основное количество $C^{14}O_2$ включается в малат (33—34%) и аспартат (20—36%), т. е. так же, как у типичных растений с САМ-метаболизмом.

ТАБЛИЦА 7

Распределение C^{14} среди отдельных органических веществ в темноте (экспозиция 30 мин)

Вид	Общая радиоактивность, 10^3 имп./мин г сух. веса	Малат	Аспартат	Цитрат	Аланин	Фосфаты сахаров	Крахмал
		% общей радиоактивности					
Haloxylon aphyllum	182	34	36	8	0	0	10
Salsola richteri	75	14	41	21	11	0	6
Aellenia subaphylla	667	33	20	37	3	0	8
Horaninowia ulicina	202	50	10	0	3	24	0
Chenopodium murale	164	9	10	0	3	71	0
Atriplex dimorphostegia	63	0	14	0	7	57	0

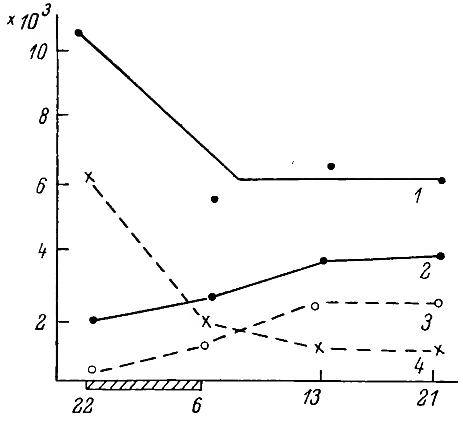


Рис. 2. Включение $C^{14}O_2$, поглощенного при 30-минутной темновой фиксации, в различные органические соединения у *Haloxylon aphyllum.*

По оси абсцисс — время (в ч), *по оси ординат* — радиоактивность (расп./мин на пробу). *1* — общая радиоактивность, *2* — полисахариды, *3* — фосфаты сахаров, *4* — малат+аспартат.

Аналогичные данные были получены ранее для других представителей этой группы растений (Cockburn, 1974; Bartakke, Joshi, 1976). У растений из сем. *Chenopodiaceae* с хорошо развитыми листьями при темновой фиксации CO_2 так же, как при фотосинтезе, бóльшая часть C^{14} сосредоточивается в фосфатах сахаров. Необходимо отметить, что небольшое, но достоверное количество C^{14} обнаруживается в составе полисахаридов. Сходные данные о функционировании восстановительного типа метаболизма при фиксации углекислоты в темноте были получены ранее на листьях картофеля (Мокроносов, Михайлова, 1962). Нас интересовала также судьба ассимилятов, образовавшихся в темноте, в частности, вовлекаются ли они в метаболизм на свету? Эта серия опытов была проведена на *Haloxylon aphyllum.* Как видно из рис. 2, основная потеря радиоактивности, поглощенной побегами в темноте (в 22 ч), приходится на первые часы после введения $C^{14}O_2$. За 8 ч пребывания побегов в темноте из них убывает около 40% исходной радиоактивности материала. Естественно, что потеря радиоактивности может происходить как за счет использования органических кислот в процессе дыхания, так и за счет оттока веществ из ассимиляционных побегов. Чтобы оценить примерную величину потери радиоактивности за счет дыхания, был поставлен параллельный опыт на отделенных побегах *Haloxylon aphyllum.*

После экспозиции в атмосфере, содержащей $C^{14}O_2$ (в течение 30 мин), побеги переносили в обычный воздух. Через определенные промежутки времени отбирали пробы и по убыли метки в материале определяли количество выдыхаемой $C^{14}O_2$. Оказалось, что через 60 мин после окончания экспозиции в меченой углекислоте радиоактивность материала уменьшается на 30% по отношению к исходной. Сравнение данных, полученных на неотделенных и отделенных от растения ассимиляционных побегах *Haloxylon aphyllum*, дало нам основание сделать заключение, что основные потери радиоактивности связаны с декарбоксилированием органических кислот и использованием их в качестве дыхательного материала. Потеря радиоактивности из материала была связана прежде всего с уменьшением метки в малате и аспартате (рис. 2). В отличие от этих соединений радиоактивность цитрата в ночные часы практически не меняется и только после наступления светлого периода начинает падать. Днем уменьшение метки в органических кислотах сопровождается увеличением радиоактивности в свободных сахарах (в 2 раза), фосфатах сахаров (в 1.5 раза) и полисахаридах (в 1.5 раза). Из приведенных данных видно, что органические кислоты, образовавшиеся в ночное время, в дневное могут служить источником образования веществ углеводной природы. Таким образом, по этому критерию *Haloxylon aphyllum* проявляет черты, свойственные типичным САМ-растениям.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В работе использованы несколько характеристик для установления принадлежности галофитных растений из сем. *Chenopodiaceae* к C_4- или САМ-растениям. Определения показали, что они проявляют черты, свойственные как C_4-, так и САМ-растениям. В соответствии с ранее полученными данными для *Salsola kali* (Osmond, 1970) и *Suaeda monoica* (Shomer-Ilan et al., 1975) у каракумских галофитных растений (как у C_4-растений) первыми продуктами фотосинтеза являются малат и аспартат. Из литературы известно (Avadhani et al., 1971), что у некоторых САМ-растений в качестве первых продуктов фотосинтеза может быть малат, хотя эти растения лишены типичных клеток обкладки. Эти данные свидетельствуют об отсутствии тесной связи между путем фиксации CO_2 при фотосинтезе и анатомией листа.

По другому показателю — величине изотопной дискриминации δ C^{13}/C^{12} — исследованные растения также близки типичным C_4-растениям. Сходные данные относительно изотопной дискриминации у 200 видов из сем. *Chenopodiaceae* (включающего роды *Aellenia*, *Haloxylon*, *Salsola*, *Suaeda*) получил K. Winter (1980). Как и у C_4-растений, фотосинтез у исследованных растений не чувствителен к содержанию кислорода в среде (Глаголева и др., 1978). Известно, что для *Salsola kali* характерен низкий компенсационный пункт (Tregunna, Dowton, 1967).

С другой стороны, исследованным растениям свойственно значительное накопление органических кислот (в форме солей). Благодаря обитанию в засоленных условиях накопление органических анионов у этих растений может рассматриваться как один из адаптивных признаков для уравновешивания катионов.

В течение суток отмечены отчетливые колебания в величинах pH клеточного сока и титруемой кислотности. Однако колебания в титруемой кислотности имеют меньшую амплитуду по сравнению с типичными САМ-растениями. Так, у *Portulaca oleracea* при определенных условиях колебания в кислотности составляли 100 мкэкв/г сыр. веса (Koch, Kennedy, 1980). У *Lithops insularis* (из сем. *Mesembryanthemaceae*) ночное накопление органических кислот было в 3 раза большим, чем их содержание в дневное время (Cockburn, 1974).

Несмотря на способность исследованных нами растений накапливать в большом количестве органические кислоты, темновая фиксация CO_2 у них невысока (не более 0.2 мг/г сух. веса). Вероятно, низкие величины темновой фиксации объясняются относительно благоприятными условиями водного режима в этом районе. Из литературы известно, что величины темновой фиксации CO_2 у типичных САМ-растений не всегда превосходят таковые у C_3-растений. Так, среди большого количества исследованных видов, произрастающих в пустынях Южной Калифорнии (Mooney et al., 1974), типичные САМ-растения мало отличались по величине темновой фиксации $C^{14}O_2$ от C_3-растений.

Особо следует подчеркнуть вклад темновой фиксации CO_2 в общий углеродный баланс галофитных растений в осеннее время, когда интенсивность фотосинтеза резко падает. В этих условиях темновая фиксация CO_2 уменьшает потери, возникающие в процессе темнового дыхания.

Таким образом, представляется возможным сделать общее заключение о том, что в пустынных условиях у галофитных растений вырабатывается ряд приспособительных черт, сочетающих в себе признаки C_4- и САМ-растений. Возможность шифта между этими типами метаболизма расширяет адаптивные возможности исследуемой группы растений. По-видимому, именно эти особенности галофитных растений из сем. *Chenopodiaceae* объясняют их широкое распространение и эдификаторную роль в растительном покрове пустынь.

ЛИТЕРАТУРА

Баславская С. С. (1946). Исследование над содержанием органических кислот у некоторых солянковых Туркмении. Бюл. МОИП, отд. биол., 60 (2), 21. — Вознесенская Е. В. (1976). Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. Бот. ж., 61, 3. — Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука. — Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., Наука. — Гедемов Т. (1973). Пути первичной фиксации CO_2 у растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. Киев. — Глаголева Т. А., Мокроносов А. Т., Заленский О. В. (1978). Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у пустынных растений. Бот. ж., 63, 2. — Глаголева Т. А., Рейнус Р. М., Мокроносов А. Т., Заленский О. В. (1975). Влияние кислорода на фотосинтез и фотодыхание растений пустыни Юго-Восточных Каракумов. Бот. ж., 60, 7. — Гунин П. Д., Дедков В. П. (1978). Экологические режимы пустынных биогеоценозов. М., Наука. — Заленский О. В. (1977). Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37 Тимиряз. чтения. Л., Наука. — Кокина С. И. (1935). Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Каракумы. В кн.: Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 4. ВИР. — Кокина С. И., Попова З. Т. (1940). II. Влияние засоления и увлажнения песка на развитие и устойчивость всходов кустарников и деревьев Каракумской пустыни. Бот. ж., 25, 6. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. 15 Комаров. чтения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Леонтьев В. Л. (1954). Саксауловые леса пустыни Каракум. М.; Л., Изд. АН СССР. — Мирошниченко Ю. М. (1978). Особенности содержания химических элементов в пустынных растениях Каракумов. В кн.: Биогеоценологические исследования в Восточных Каракумах. Ашхабад. — Мокроносов А. Т., Михайлова Т. Л. (1962). Темновая фиксация CO_2 листьями картофеля. ДАН СССР, 147, 5. — Михельсон О. А. (1955). Флористический состав Репетекского заповедника. Тр. Репетекск. песчано-пустынн. станции, 3, 176. — Avadhani P. N., Osmond C. B., Tan K. K. (1971). Crassulacean acid metabolism and the C_4 pathway of photosynthesis in succulent plants. In: Photosynthesis and photorespiration. New York, Wiley. Intersci. — Bartakke S. P., Joshi G. V. (1976). Crassulacean acid metabolism and photosynthesis in *Aloe barbodensis* Mill. Proc. Ind. Nat. Sci. Acad., 42, 45. — Black C. C. (1973). Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — Cockburn W. (1974). Crassulacean acid metabolism in *Lithops insularis*; a non-halophytic member of the *Mesembryanthemaceae.* Planta, 118, 1. — Kaplan A., Gale I., Poljakoff-Mayber A. (1976). Resolution of net dark fixation of carbon dioxide into its respiration and gross fixation components in *Bryophyllum daigremontianum.* J. Exp. Bot., 27, 97. — Koch K., Kennedy R. A. (1980). Characteristics of *Crassulaceae* acid metabolism in the succulent C_4 Dicot, *Portulaca oleracea* L. Plant Physiol., 65, 1. — Lange O. L., Lösch R. (1979). I. Plant water relation. In: Progress in Botany, Fortschritte der Botanik, 41. Springer-Verlag. Berlin etc. — Mooney H. A., Troughton J. H., Berry J. A. (1974). Arid climates and photosynthetic systems. In: Carnegie Inst. Year Book, 73. Washington, USA. — Mooney H. A., Troughton J. H., Berry J. A. (1977). Carbon isotope ratio measurements of succulent plants in Southern Africa. Oecologia, 30, 4. — Osmond C. B. (1970). Photosynthesis in the *Chenopodiaceae.* Zeitschr. Pflanzenphysiol., 62, 2. — Osmond C. B. (1978). Crassulacean acid metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol., 29. — Shomer-Ilan A., Beer S., Waisel Y. (1975). *Suaeda monoica*, a C_4 plant without typical bundle sheats. Plant Physiol., 56, 5. — Shomer-Ilan A., Neumann-Ganmore R., Waisel Y. (1979). Biochemical specialization of photosynthetic cell layers and carbon flow paths in *Suaeda monoica.* Plant Physiol., 64, 6. — Tregunna E. B., Downton W. J. S. (1967). Carbon dioxide compensation in members of the *Amaranthaceae* and some related families. Canad. J. Bot., 45, 12. — Treichel S. (1975). Crassulaceensäurestoffwechsel bei einem salztoleranten Vertreter der *Aizoaceae*: *Aptenia cordifolia.* Plant Sci. Let., 4, 1. — Willert D. J., Thomas D. A., Lobin W., Curdts E. (1977). Ecophysiological investigations in the family of the *Mesembryanthemaceae.* Occurence of CAM and ion content. Oecologia, 29, 1. — Winter K. (1980). C_4-photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* from the middle East and USSR. Plant Physiol. suppl., 65, 15. — Winter K., Lüttge U. (1976). Malate accumulation in leaf slices of *Mesembryanthemum crystallinum* in relation to osmotic gradient between cells and the medium. Austr. Plant Physiol., 3, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 IX 1980.

SUMMARY

Various characteristics, which are important criteria in assimilating plants to C_4 or CAM types, have been studied in *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin and some other plants with succulent assimilating organs. There some peculiarities in the anatomical structure of these plants: they have no bundle sheath. The low discrimination values against ^{13}C (12-13$^0/_{00}$), malate, and aspartate as the first products of photosynthesis were found. At the same time they show variations in the pH and titratable acidity during consequent periods of light and dark. The intensity of $C^{14}O_2$ dark fixation is not high — about 2% of the photosynthetic rate. The main intermediates of dark fixation are malate and aspartate. The organic acids formed in the dark period can be utilized for carbohydrate synthesis during day time. Thus, the carbon metabolism in species studied has some features of C_4 plants as well as of CAM plants.

УДК 581.9 (470.118)

В. Д. Александрова

ОТКРЫТЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ ПОЛЯРНОЙ ПУСТЫНИ ОСТРОВА ЗЕМЛЯ АЛЕКСАНДРЫ (ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА) И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

V. D. ALEKSANDROVA. OPEN PLANT COMMUNITIES OF THE POLAR DESERT OF THE ALEXANDER LAND ISLAND (FRANZ JOSEF LAND) AND THEIR CLASSIFICATION

Приведены данные о структуре и видовом составе основных компонентов открытых растительных группировок о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Предлагаются классификация открытых группировок с использованием экологических групп видов и ординация выделенных единиц и экогрупп по основным факторам среды.

Открытые растительные группировки встречаются во всех геоботанических областях. В большинстве случаев они либо представляют собой кратковременные образования инициальных стадий сукцессии, либо наблюдаются в крайних эдафических условиях, таких как подвижные осыпи, скалы и другие обнажения коренных пород, места с избыточным засолением и т. д. (в тундре открытые группировки хионофобных видов можно встретить также в местообитаниях, откуда зимой сдувается снег). В полярных пустынях и в крайнеаридных южных пустынях (например, в крайнеаридной пустыне Заалтайской Гоби, см. Рачковская, 1977) открытые группировки являются климаксовыми образованиями в тех местах, где особенно сильно сказывается недостаток тепла — в первом случае, и недостаток влаги — во втором. Необходимы более глубокое изучение открытых группировок там, где они представляют собой образования эдафического или климатического климакса, анализ их видового состава и структуры и систематизация этих данных, в частности обсуждение принципов классификации открытых группировок.

Необходимость классификации открытых группировок возникла перед нами при обработке материала, полученного при обследовании растительности о. Земля Александры. Это — самый западный из островов Земли Франца-Иосифа. 75% его территории занимают два ледяных купола; неоледеневшая часть острова («Центральная суша») площадью около 150 км^2 представляет собой базальтовую плиту, наклоненную на северо-запад, где она уходит под песчано-галечные отложения низкой (8—10 м над ур. м.) морской террасы; возраст последней, по В. Д. Дибнеру (1965), 2.5—5 тыс. лет. В средней части Центральной суши расположена равнина с высотами около 20—25 м с пологими выступами базальтов, отчасти перекрытых маломощными моренными отложениями в виде щебенчато-валунных суглинков; по ее окраине, на границе с морской террасой, протягивается древний песчано-галечный береговой вал («Главный вал»), сформировавшийся 6—7.5 тыс. лет тому назад, высотой около 20 м над ур. м. (он прослеживается и на ряде других островов архипелага, см. Дибнер, 1965 : 308). В южной части Центральной суши, примыкающей к заливу Дежнева, местность, возраст которой насчитывает 8—10 тыс. лет, повышается до 35, в отдельных случаях — до 45 м над ур. м.; рельеф здесь более рассеченный, экзарационный, в виде гряд базальтов и вытянутых озерных впадин между ними. Особенности климата острова обусловлены влиянием Исландского минимума и холодного Трансарктического морского течения, выносящего льды из Центрального полярного бассейна. С этим связаны низкие летние температуры (июнь —1.3, июль +1.0, август +0.5°), сравнительно небольшие морозы зимой (январь —20.7°) и значительное для столь высоких широт количество осадков (около 300 мм в год), выпадающих почти исключительно в виде снега. Мощность снежного покрова к концу зимы в среднем около 60 см, из-за очень сильных и частых ветров он распределен по рельефу крайне неравномерно. Погода весной, летом и осенью чрезвычайно изменчива; она не только холодная, но и сырая вследствие почти ежедневно выпадающих осадков (хотя и понемногу) в виде то снега, то мелкого моросящего дождя, то мороси и малой испаряемости, частой повторяемости туманов и значительной облачности.

Видовой состав и структура растительных группировок на острове в сильной степени зависят от снегового режима местообитаний. Из-за резкого недостатка тепла для развития растительности большое значение имеют сроки освобождения от снега тех или иных участков территории: там, где снег сходит позднее, вегетационный период сокращается и сумма тепла, получаемая данным участком, уменьшается, что неблагоприятно сказывается на развитии растительности. Оптимальные условия складываются лишь в узких экологических рамках: там, где мощность снежного покрова не больше 25 см. Растительность становится тем более разреженной и угнетенной, чем бóльшую мощность имел снежный покров и чем позднее он растаял. В результате только немногим более 1% территории занято связным растительным покровом, около 64% территории приходится на открытые группировки, а на 25% территории, где снег сходит после 25 июля и сумма положительных температур не превышает 44°, полностью отсутствуют какие-либо растения (нет ни цветковых, ни споровых). Около 10% Центральной суши занято озерами и многолетними снежниками.

Для осуществления классификации растительных группировок острова мы располагаем 70 геоботаническими описаниями, которые были произведены в местах со сравнительно однородными экологическими условиями и с относительно однородным видовым составом растений и характером их распределения в пределах данного экотопа. Таким образом, были описаны территориальные единицы — фитохоры в смысле Б. Н. Норина (1979 и др.). Их размеры от 10 до нескольких десятков и сотен квадратных метров. Преобладающая часть фитохор представлена открытыми группировками и лишь небольшая часть их имеет связный растительный покров.

Растительные группировки, где наблюдается связный покров, имеют своеобразное строение. Их компонентами являются большей частью три элемента: корочки толщиной около 5 мм из накипных лишайников с участием печеночников, полоски и куртинки с преобладанием кустистых лишайников и мхов (толщина мохово-лишайниковой дернины 2—3, изредка до 6 см) и небольшие проплешины голого грунта, на которых иногда встречаются отдельные особи цветковых или мелкие пятнышки лишайников. На суглинках (с примесью в той или иной степени гравия, мелкого щебня или гальки) наблюдается мелкая полигональная трещиноватость; полоски мохово-лишайниковой дернины располагаются вдоль узких трещин, а поверхность полигонов затянута корочкой накипных лишайников с участием печеночников, в которую вкраплены маленькие проплешины грунта. Полигональная полярная пустыня, признанная нами эталоном зональной растительной группировки, была описана ранее (Александрова, 1969). В более благоприятных почвенно-грунтовых условиях, т. е. там,

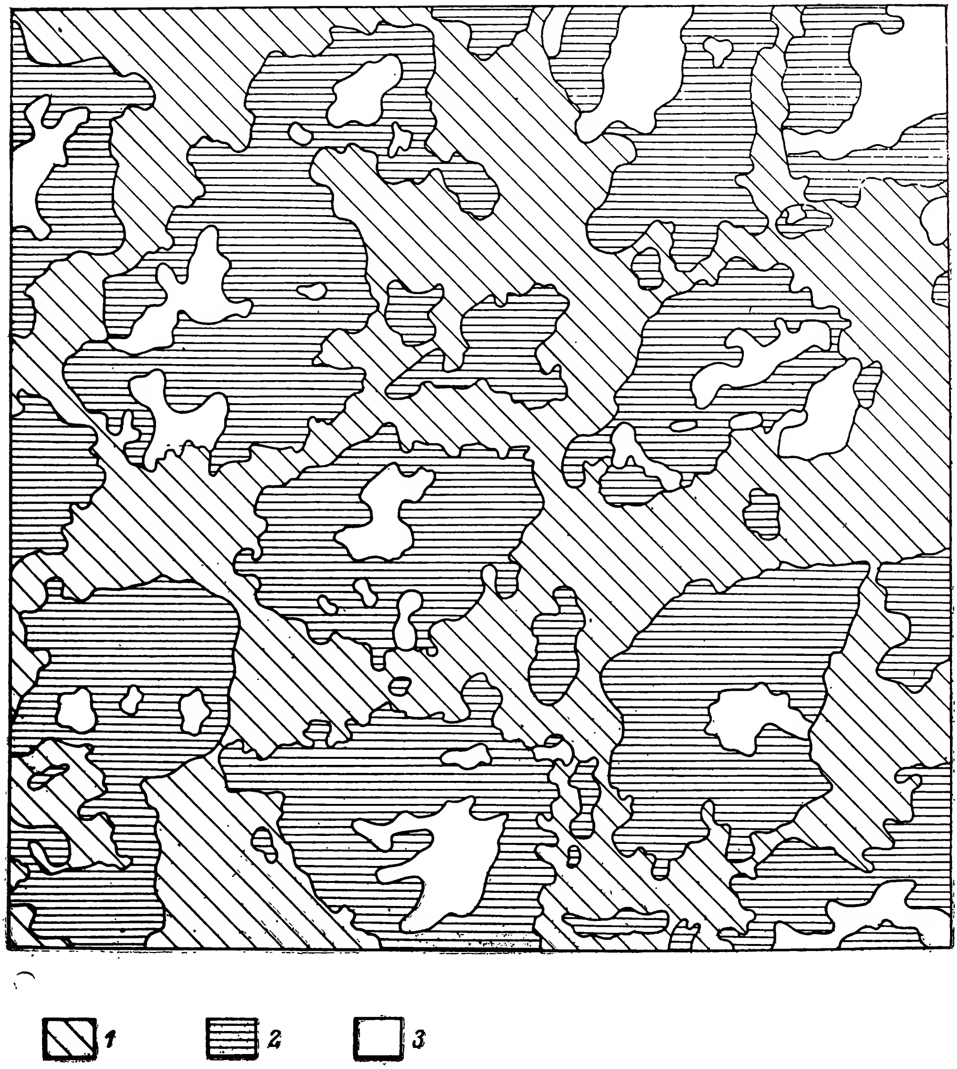


Рис. 1. Один из наиболее развитых нанокомплексов на о. Земля Александры. Площадка размером 1 м². Снег сошел 15 июня.

1 — мохово-лишайниковая дернина (преобладают *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *Ditrichum flexicaule*) с участием небольшого количества цветковых (*Papaver polare*, *Cerastium arcticum*, *Saxifraga hyperborea*, *Phippsia algida* и др.); *2* — корочка накипных лишайников (*Pertusaria* sp. sp., *Ochrolechia* sp. sp., *Collema ceraniscum* и др.); *3* — оголенный суглинок с небольшим количеством мелких камней, на нем встречаются единичные особи *Phippsia algida*, отдельные мелкие пятнышки лишайников.

где мелкозем смешан с большим количеством камней,[1] а также при более благоприятной солнечной и ветровой экспозиции и оптимальных датах схода снега встречаются наиболее развитые на острове группировки. На рис. 1 приведен в качестве примера один из участков с относительно хорошо развитым растительным покровом, где снег сошел к 15 июня. Грунт имеет полигональное строение, поскольку он хотя и содержит значительную примесь щебня и гравия, но в его состав входит суглинок в количестве, достаточном для возникновения полигональной трещиноватости. На рис. 2 изображен вертикальный разрез этой растительной группировки.

---

[1] Наличие камней в грунте благоприятно сказывается на тепловом режиме местообитания, поскольку камни, выступающие над поверхностью почвы, нагреваются в дневные часы на 1—1.5° выше суглинка (вынужденного отдавать часть тепла на испарение влаги).

Можно видеть, что здесь не наблюдается той подземной сомкнутости корневых систем, которая была описана для мозаичных тундровых фитоценозов (Александрова, 1977 : 95 и др.). С этих позиций участок растительности с неоднородной структурой, изображенной на рис. 1 и 2, не может быть признан единым фитоценозом и вся эта неоднородная группировка скорее должна рассматриваться как своеобразный нанокомплекс (нанокомбинация). Он слагается из контактирующих друг с другом двух нанофитоценозов — корочек накипных лишайников на полигонах и сети мохово-лишайниковых полосок. Третий компонент — небольшие проплешины оголенного грунта; на некоторых из них имеются отдельные маленькие особи растений.

Из числа открытых группировок наиболее распространены группировки, состоящие из отдельных, встречающихся то здесь, то там изолированно растущих особей с покрытием в ничтожные доли процента (маленьких латочек *Pohlia obtusifolia*, *Seligeria polaris*, *Hygrohypnum polare* и некоторых других мхов, очень маленьких подушечек лишайника *Stereocaulon rivulorum*, а также иногда *Cetraria delisei*, изредка единично встречающихся крохотных стерильных особей *Saxifraga cernua*, *S. hyperborea*, *Phippsia algida*). Такие группировки наблюдаются на 35% поверхности Центральной суши, где снег сходит лишь к 20—25 июля, продолжительность вегетационного периода сокращается до 42—47 дней, а сумма положительных среднесуточных температур — до 45°.

Группировки, где полностью отсутствуют какие-либо фитоценотические связи между особями растений, В. Н. Сукачев в 1934 г. предложил называть агрегациями (Сукачев, 1975 : 284). Термин «агрегация» в этом значении употребляли А. П. Шенников и ряд других авторов. Однако на о. Земля Александры, кроме агрегаций, существуют открытые группировки, в которых, помимо раздельно растущих особей, принимают участие разбросанные в пределах данной фитохоры, не соприкасающиеся друг с другом отдельные фрагменты фитоценозов с размерами колеблющимися от нескольких квадратных сантиметров до нескольких квадратных дециметров. Подобные фитохоры не могут быть отнесены к нанокомплексам, поскольку наблюдающиеся здесь фрагменты фитоценозов (нанофитоценозы) не контактируют друг с другом. Если строго придерживаться понятия «агрегация», сформулированного В. Н. Сукачевым, то и этот термин в данном случае неприменим. Для такой открытой группировки, элементами которой будут не только изолированно растущие особи растений, но и изолированные друг от друга фрагменты фитоценозов, можно предложить термин «семиагрегация». Думается, что открытые группировки, представленные семиагрегациями, встречаются в природе гораздо чаще, чем агрегации в чистом виде, так как, помимо отдельных изолированных особей, имеются и изолированные друг от друга маленькие группы особей одного или нескольких видов, которые, как бы малы они ни были, уже представляют собой фрагменты фитоценозов.

На территории Центральной суши о. Земля Александры среди семиагрегаций преобладают сильно оголенные открытые группировки, где в пределах той или иной фитохоры покрытие растениями не превышает 5—10%. Однако наблюдаются и семиагрегации со значительно бо́льшим покрытием растениями. В качестве примера приведем изображенную на рис. 3 семиагрегацию с проективным покрытием растениями около 25%, занимающую участок полигонально растреснутого суглинистого грунта, где снег сошел к 1 июля, т. е. почти на две недели позже по сравнению с оптимальной датой. Узкие (шириной по 0.5 см и меньше, в редких местах до 1 см) трещины ничем не заросли, лишь местами по их краям виднеются в небольшом числе латочки мха *Bryum teres*. На поверхности полигонов преобладает буроватый суглинистый голый грунт со следами «морозного кипения» и с небольшой примесью мелких камней. По нему разбросаны крохотные стерильные особи *Phippsia algida*, а также пятна, образованные

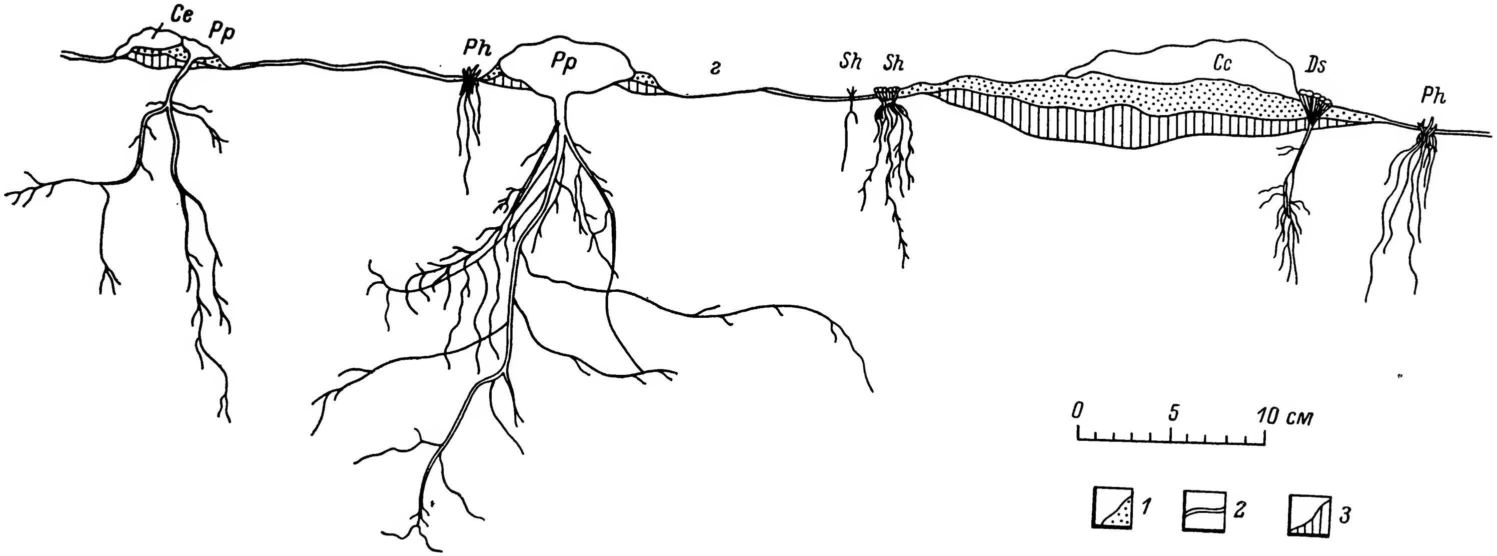


Рис. 2. Вертикальное строение одного из наиболее развитых нанокомплексов на о. Земля Александры.

1 — мох; *2* — корочка накипных лишайников; *3* — нижняя, отмершая часть мха; *г* — оголенный суглинок; *Ce* — *Cetraria ericetorum*; *Cc* — *C. cucullata*; *Pp* — *Papaver polare*; *Ph* — *Phippsia algida*; *Sh* — *Saxifraga hyperborea*; *Ds* — *Draba subcapitata*.

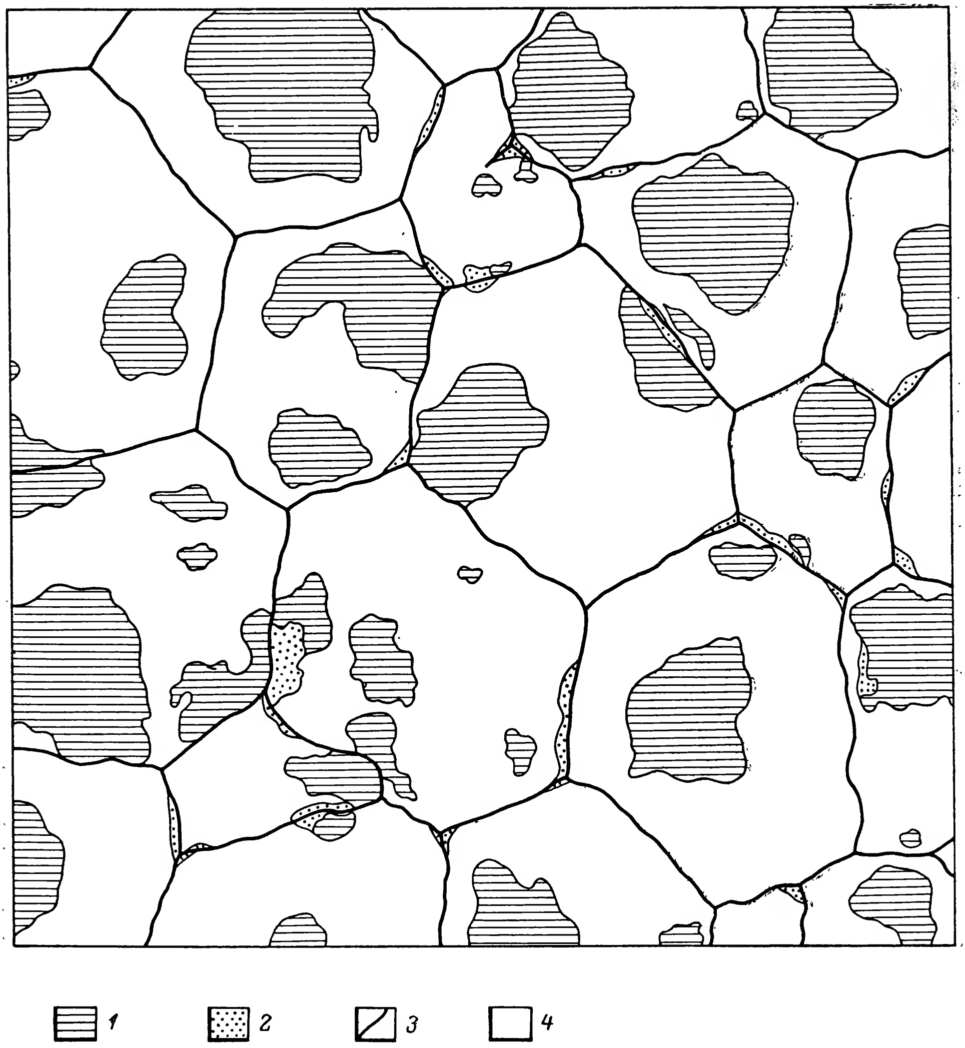


Рис. 3. Пример семиагрегации. Площадка размером 1 м^2. Снег сошел к 1 июля.

1 — пятна, образованные накипными лишайниками (*Pertusaria* sp. sp., *Ochrolechia* sp. sp., *Caloplaca subolivacea*, *Collema ceraniscum* и др.) с участием печеночников (*Cephaloziella arctica* и др.), местами с отдельными стебельками *Polytrichum fragile*, маленькими подушечками *Stereocaulon rivulorum*, очень мелкой стерильной *Phippsia algida* и отдельными, также очень мелкими экземплярами *Cerastium arcticum*, *C. regelii*, *Draba oblongata*, *Saxifraga cernua*; 2 — *Bryum teres*; 3 — трещины; 4 — оголенный суглинистый грунт с небольшой примесью мелких камней, по нему здесь и там неравномерно разбросаны очень мелкие (подавляющая их часть с листьями длиной в несколько миллиметров и не больше 1 см) особи *Phippsia algida* и единичные подушечки *Stereocaulon rivulorum*.

корочкой накипных лишайников с участием печеночников, маленьких вкраплений мелких мхов, *Stereocaulon rivulorum*, некоторых цветковых; единично может быть встречена *Cladonia pyxidata*, а также *C. pocillum* в виде фрагментов горизонтального слоевища. Диаметр этих пятен — от 5 до 20, расстояние между ними — от 1 до 30 см.

Встречаются семиагрегации с еще бо́льшим покрытием растениями. Например, на гребне Главного вала, откуда зимой сдувается снег, наблюдается напочвенная корочка, покрывающая иногда до 90% поверхности, в которой преобладают накипные лишайники; однако эта корочка растреснута и образует небольшие отдельности, не сливающиеся между собой. Покрытие растениями до 85% констатировано на некоторых нагромождениях камней тоже в малоснежных условиях; камни густо покрыты лишайниками листоватыми, кустистыми и накипными, но фрагменты этих нанофитоценозов отделены друг от друга небольшими промежутками и не объединяются в слитный растительный покров. Подобные территории также отнесены нами к категории открытых группировок типа семиагрегаций.

Для того чтобы осуществить классификацию 70 описанных нами фитохор, включающих как нанокомплексы, так и открытые группировки (агрегации и семиагрегации), была произведена попытка применить коэффициенты сходства по Жаккару

$$J = \frac{2c \cdot 100}{a + b},$$

где a — число видов в первом описании, b — во втором описании, c — общее число видов для первого и второго описаний, и по Б. И. Семкину

$$K = \frac{\Sigma_{\min} \cdot 100}{\Sigma_{\max} \cdot 100},$$

где min — минимальное и max — максимальное покрытие вида в двух сравниваемых описаниях.

Однако желаемый результат был достигнут в некоторой степени только для наиболее фитоценотически развитых нанокомплексов, но для открытых группировок не удалось получить достаточно хорошо разделяющихся групп из-за большого разнобоя в видовом составе на сходных экотопах. Возможно, это объясняется трудностью прорастания и приживания зачатков в этих крайне суровых условиях, из-за чего набор видов в значительной мере связан со случайным фактором.

Для того чтобы выяснить, как можно сгруппировать фитохоры в какие-то первичные единицы, была произведена попытка ординации имеющихся описаний по трем факторам среды: по дате схода снега (и, следовательно, по продолжительности вегетационного периода и сумме положительных температур), качеству грунта и степени увлажнения. Эта попытка показала, что описания хорошо группируются, если за основу сходства брать экологические группы видов в сочетании с другими признаками растительных группировок, описанных в близких условиях, в частности таких, как покрытие общее, покрытие разными группами растений и особенности структуры.

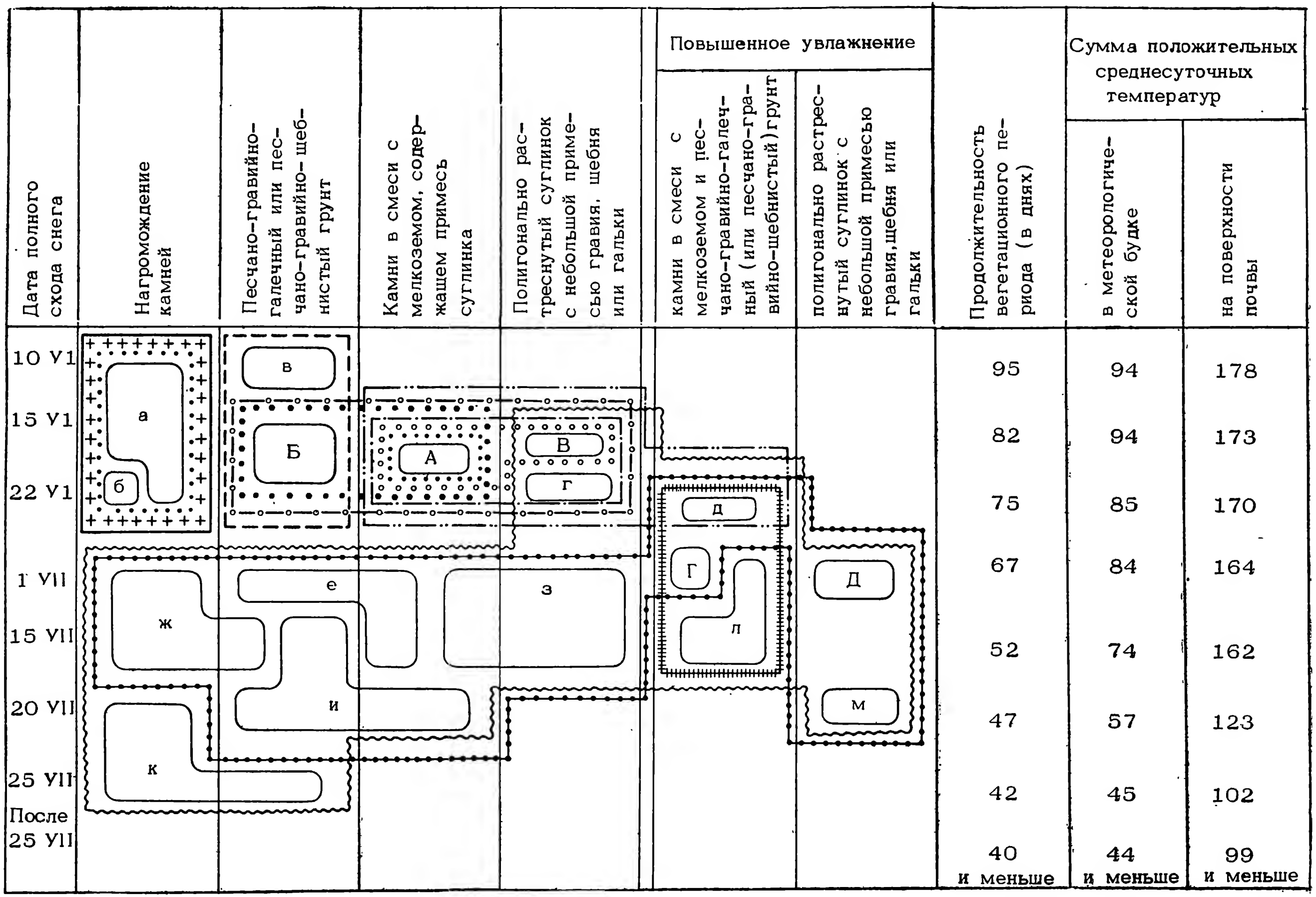
Было выделено 12 экогрупп.

1. Группа Umbilicaria (табл. 1): *Umbilicaria proboscidea* (L.) Schrad., *U. arctica* (Ach.) Nyl. (арктоальпийские), *Usnea sulphurea* (Koenig.) Th. Fr. (биполярный арктический и антарктический), *Alectoria pubescens* (L.) Howe, *A. minuscula* (Nyl.) Degel. (биполярные арктоальпийские и антарктические), *Cetraria hepatizon* (Ach.) Vain., *Hypogymnia intestiniformis* (Vill.) Räs., *Andreaea rupestris* Hedw. var. *acuminata* (B. S. G.) Sharp (арктоальпийские). Объединяет эпилитные (растущие непосредственно на поверхности камня) листоватые и кустистые лишайники, а также эпилитный мох *Andreaea rupestris*. Все они черного или почти черного цвета, за исключением *Usnea sulphurea*, имеющей желтовато-зеленоватую окраску.

2. Группа Rhizocarpon: *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (биполярный, мультизональный, в основном арктоальпийский и антарктический), *Lecidea dicksonii* (Gmel.) Ach., *L. macrocarpa* (DC.) Steud. (арктоальпийские), *Lecanora polytropa* (Ehrh.) Rabenh. (биполярный арктоальпийский и антарктический). Это — эпилитные накипные лишайники. *Rhizocarpon geographicum* окрашивает поверхность камня в сероватые или желтовато-зеленоватые тона, *Lecidea dicksonii* имеет характерную охристую окраску, *L. macrocarpa* — сероватую, беловатую, серовато-буроватую, *Lecanora polytropa* — зеленовато-серую и т. д.; изредка встречается оранжевая *Caloplaca elegans*.

3. Группа Rhacomitrium lanuginosum: *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. (биполярный, мультизональный, космо-

Ординация экологических групп видов, типов нанокомплексов и открытых группировок



Дата полного схода снега	Нагромождение камней	Песчано-гравийно-галечный или песчано-гравийно-щебнистый грунт	Камни в смеси с мелкоземом, содержащем примесь суглинка	Полигонально растреснутый суглинок с небольшой примесью гравия, щебня или гальки	Повышенное увлажнение		Продолжительность вегетационного периода (в днях)	Сумма положительных среднесуточных температур	
					камни в смеси с мелкоземом и песчано-гравийно-галечный (или песчано-гравийно-щебнистый) грунт	полигонально растреснутый суглинок с небольшой примесью гравия, щебня или гальки		в метеорологической будке	на поверхности почвы
10 V1							95	94	178
15 V1							82	94	173
22 V1							75	85	170
1 VII							67	84	164
15 VII							52	74	162
20 VII							47	57	123
25 VII							42	45	102
После 25 VII							40 и меньше	44 и меньше	99 и меньше

—1 +++2 ••••3 —··—4 ---5 —·—6 —o—o—7 •••8 ooo9 ~~10 ++++11 •—•12

1-12 - экогруппы (см. текст); А-Д - типы нанокомплексов; а-м - типы открытых группировок, полит, широко распространен в Арктике), *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. (биполярный арктоальпийский и антарктический), *A. ochroleuca* (Hoffm.) Mass., *Cornicularia divergens* Ach. (арктоальпийские), *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain. (биполярный, почти космополит, арктоальпийский и антарктический). Перечисленные кустистые лишайники, как правило, встречаются вместе с *Rhacomitrium lanuginosum* и поэтому объединены с ним в одну экогруппу.

4. Группа Rinodina — Ochrolechia: *Rinodina turfacea* (Ach.) Koerb. (биполярный арктоальпийский и антарктический), *Pannaria pezizoides* (Web.) Trevis (арктоальпийский), *Psoroma hypnorum* (Vahl) S. Gray, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge (биполярные арктоальпийские и антарктические). Эта группа включает накипные лишайники, встречающиеся на растительных остатках. Большая часть видов имеет черную, черноватую, коричневато-черноватую окраску, за исключением беловатой *Ochrolechia frigida*.

5. Группа Encalypta rhabdocarpa: *Encalypta rhabdocarpa* Schwawgr., *Lecanora campestris* (Schaer.) Hue (арктоальпийские), *Buellia punctata* (Hoffm.) Mass. (биполярный, космополит), *B. coniops* (Wahlenb.) Th. Fr. (биполярный, арктоальпийский и антарктический), *Caloplaca jungermannia* (Vahl) Th. Fr., *Stereocaulon vesuvianum* var. *depressum* (H. Magn.) M. Lamb (арктоальпийские). Виды, относящиеся к этой экогруппе, образуют растреснутую сероватую корочку, часто наблюдающуюся на поверхности малоснежных участков Главного вала с песчано-галечным грунтом. В образовании корочки, кроме перечисленных выше накипных лишайников, участвует приземистый сероватый *Stereocaulon vesuvianum* var. *depressum*. Лидером экогруппы выбран встречающийся здесь мелкий арктоальпийский мох *Encalypta rhabdocarpa*, имеющий узкий экологический ареал (см. табл. 1).

6. Группа Pertusaria-Ochrolechia-Collema: *Pertusaria glomerata* (Ach.) Schaer. (арктоальпийский), *Ochrolechia frigida* (биполярный арктоальпийский и антарктический), *Collema ceraniscum* Nyl. (арктоальпийский). Составляет основу пестрой корочки накипных эпигейных лишайников, развитой в условиях умеренного увлажнения на поверхности суглинка. *Collema ceraniscum* образует черные пятна, *Pertusaria glomerata* — белые, *Ochrolechia frigida* — беловатые, часто с желтоватым оттенком, *O. tartarea* — ярко-белые, и т. д. *Ochrolechia frigida* — эвритопный вид на острове; она входит и в охарактеризованную выше группу Rinodina—Ochrolechia, так как способна расти как на почве, так и на растительных остатках.

7. Группа Ditrichum flexicaule: *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe (арктоальпийский), *Polytrichum alpinum* Hedw. (биполярный арктоальпийский и антарктический), *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Distichium capillaceum* (Hedw.) B. S. G. (биполярные арктоальпийские и антарктические, почти космополиты), *Bartramia ithyphylla* Brid. (арктоальпийский). Объединяет мхи, наиболее характерные для оптимальных условий развития растительных группировок на о. Земля Александры.

8. Группа Cetraria cucullata: *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach., *C. ericetorum* Opiz (арктоальпийские). Значительное обилие этих видов в растительных группировках индицирует наиболее благоприятные условия развития растительности.

9. Группа Hylocomium alaskanum: *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr., syn. *Hylocomium alaskanum* Lesq. et James (арктический: арктическая раса гипоарктического вида), *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. (арктоальпийский), *Tomenhypnum nitens* (Hedw.) Loeske var. *involutum* (Limpr.) C. Jens. (арктический: арктическая раса гипоарктического вида). Мхи этой группы встречаются лишь в виде небольшой примеси в наиболее

благоприятных условиях; их присутствие требует не только оптимального снегового режима, но и наличия суглинка, хотя бы смешанного с камнями.

10. Группа Stereocaulon rivulorum: *Stereocaulon rivulorum* H. Magn. (арктоальпийский, биполярный?),[2] *Polytrichum fragile* Bryhn (арктический), *Hygrohypnum polare* (Lindb.) Broth. (арктоальпийский), *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. var. *subintegrifolium* (Arn. et Jens.) Moell. (арктоальпийская раса мультизонального вида), *Psilopilum cavifolium* (Wils.) Hag. f. *nanum* Hag., *Seligeria polaris* Berggr. (арктические), *Pohlia obtusifolia* (Brid.) L. Koch, *Bryum tortifolium* Brid. (арктоальпийские). *S. rivulorum* широко распространен на острове, но достигает наибольшего развития в местах, где снег сходит к первым числам июля. Его присутствие вместе с теми или иными видами мхов, объединенных в данную экогруппу, характерно и для группировок развитых в местах, где снег сходит еще позже, вплоть до наиболее обедненных. В этой экогруппе мы видим такие редкие арктические виды, как *Seligeria polaris* и *Psilopilum cavifolium* f. *nanum*.

11. Группа Orthothecium chryseum: *Orthothecium chryseum* (Schwaegr.) B. S. G., *Bryum arcticum* (R. Br.) B. S. G. (арктоальпийские), *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et Jens. (мультизональный, широко распространенный в Арктике), *Oncophorus virens* (Hedw.) Brid. (арктоальпийский). Включает мхи, развитые преимущественно в условиях избыточного увлажнения. Золотисто-розовый блестящий *O. chryseum* и красная окраска видов *Bryum* придают особый колорит растительным группировкам, где эти мхи достаточно обильны.

12. Группа видов, образующих «черную пленку»: *Cephaloziella arctica* Bryhn et Douin (арктический), *Lophozia alpestris* (Schleich.) Evans, *Collema ceraniscum* (арктоальпийские) и др. «Черная пленка» наиболее развита на сырых, иловато-суглинистых, полигонально-растреснутых грунтах (аллювиальных отложениях древних лагун низкой морской террасы), где она иногда покрывает более 80% поверхности. «Черная пленка» в основном слагается из печеночников, приобретающих здесь особую форму роста и образующих эпигейные корочки черного цвета (Жукова, 1973). Кроме указанных выше наиболее типичных представителей (включающих и черный слизистый лишайник *Collema ceraniscum*), участвуют следующие виды печеночников: *Lophozia excisa*, *L. grandiretis*, *Scapania calcicola*, *S. globulifera*, *Tritomaria scitula* и др., а также и микроскопические синезеленые водоросли.

Попытка включить в экогруппы цветковые растения не увенчалась успехом из-за недостаточной стенотопности встречающихся видов. Участие цветковых в тех или иных растительных группировках указано в табл. 2.

Анализ данных, опубликованных Н. В. Матвеевой (1979) для района мыса Челюскина, показывает, что бóльшая часть выделенных нами экогрупп прослеживается и в этом районе, хотя он относится к другой (южной) полосе полярных пустынь, а также к другой — Сибирской — провинции, в то время как Земля Франца-Иосифа лежит в Баренцевской провинции (Александрова, 1977). Особенно отчетливо выделяется группа Stereocaulon rivulorum на участке 4-м (Матвеева, 1979: 8—9): здесь, кроме *S. rivulorum*, указаны отнесенные нами к той же экогруппе *Cetraria delisei*, *Polytrichum fragile*, *Bryum tortifolium*, *Hygrohypnum polare*. Матвеева описывает и участки, затянутые «черной пленкой». В результате провинциальных различий состав ряда экогрупп претерпевает изменения. Особенно существенны они в группе Umbilicaria, где нет *Usnea sulphurea* (этот вид полностью отсутствует в сибирской Арктике), и в группе эпигейных накипных лишайников (группа Pertusaria—Ochrolechia—Collema), откуда выпадает *Pertrusaria*, виды которой встречаются в районе мыса

---

[2] D. Lindsay (1975 : 51) указывает для о. Южная Георгия *Stereocaulon* cf. *rivulorum* H. Magn.

ТАБЛИЦА 2

Типы нанокомплексов и открытых группировок (о. Земля Александры)

	Преобладающие виды * из числа лишайников, мхов и цветковых	Число описаний	Общее покрытие растениями (среднее на одно описание)	Участие цветковых			Встречаемость на территории Центральной суши, %
				среднее на одно описание		виды цветковых, встреченные во всех описаниях	
				число видов	покрытие, %		
	Типы нанокомплексов						
А	*Pertusaria* sp. sp.+*Ochrolechia* sp. sp. — *Cetraria cucullata*+*C. ericetorum* — *Ditrichum flexicaule*+*Polytrichum alpinum*+*Aulacomnium turgidum* — *Papaver polare*	10	85	10	3	*Ca Cb Cg Cr Dm Do Ds Lc Pab Pal Ph Pp Scs Sc Se Sh So*	<1
Б	*Ochrolechia* sp. sp.+*Buellia* sp. sp. — *Cetraria nivalis*+*C. ericetorum* — *Polytrichum alpinum*+ +*Encalypta rhabdocarpa* — *Papaver polare*	3	85	7	5	*Ca Cb Cg Do Dp Ds Lc Pab Ph Pp Sc Se Sh*	1
В	*Pertusaria* sp. sp.+*Collema ceraniscum* — *Ditrichum flexicaule* — *Stereocaulon rivulorum*+*Cetraria delisei* — *Phippsia algida*	1	85	6	3	*Ca Cr Do Dp Ph Pp Sh*	<1
Г	«Черная пленка»+*Pertusaria* sp. sp. — *Stereocaulon rivulorum* — *Orthothecium chryseum*+*Polytrichum alpinum* — *Phippsia algida*	1	95	5	9	*Dm Dp Ph Pp Sc Sh*	<1
Д	«Черная пленка» — *Psilopilum cavifolium*+*Hygrohypnum polare* — *Phippsia algida*	1	90	3	1	*Ph Sc Sh*	<1
	Типы открытых группировок (комитации) **						
а	*Umbilicaria proboscidea*+*Usnea sulphurea*+*Alectoria pubescens* — *Rhizocarpon georgaphicum*+*Lecidea* sp. sp. — *Rhacomitrium lanuginosum*	7	70	2	<1	*Ca Cg Cr Dm Do Ds Ph Pp Sc Sh*	2
б	*Rhacomitrium lanuginosum*+*Oncophorus wahlenbergii* — *Umbilicaria proboscidea*+*Alectoria pubescens* — *Ochrolechia* sp. sp.+*Rinodina turfacea*	1	55	2	1	*Cr Dp Ph*	<1

---

* Здесь указаны виды, преобладающие не в каждой из отдельных фитохор, а в их совокупности, объединенной в данную таксономическую единицу. Эти виды — отнюдь не доминанты: например, в нанокомплексах типа А из цветковых преобладает *Papaver polare*, однако его покрытие не превышает 1%.

** Буквами а—и, л, м обозначены объединения семиагрегаций, буквой к — агрегаций.

Ca — *Cerastium arcticum*, *Cb* — *Cardamine bellidifolia*, *Cg* — *Cochlearia groenlandica*, *Cr* — *Cerastium regelii*, *Dm* — *Draba macrocarpa*, *Do* — *D. oblongata*, *Dp* — *D. pauciflora*, *Ds* — *D. subcapitata*, *Lc* — *Luzula confusa*, *Mr* — *Minuartia rubella*, *Pab* — *Poa abbreviata*, *Pal* — *P. alpigena*, *Ph* — *Phippsia algida*, *Pp* — *Papaver polare*, *Scs* — *Saxifraga caespitosa*, *Sc* — *S. cernua*, *Se* — *Stellaria edwardsii*, *Sh* — *Saxifraga hyperborea*, *Sn* — *S. nivalis*, *So* — *S. oppositifolia*.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

	Преобладающие виды * из числа лишайников, мхов и цветковых	Число описаний	Общее покрытие растениями (среднее на одно описание)	Участие цветковых			Встречаемость на территории Центральной суши, %
				среднее на одно описание		виды цветковых, встреченные во всех описаниях	
				число видов	покрытие, %		
в	*Lecanora campestris*+*Buellia* sp. sp. — *Stereocaulon vesuvianum* var. *depressum* — *Encalypta rhabdocarpa* — *Papaver polare*	5	60	8	1	*Ca Cg Do Dp Ds Mr Pab Ph Pp Scs Sc Se Sh Sn*	1
г	*Pertusaria* sp. sp.+*Collema ceraniscum* — *Stereocaulon rivulorum* — *Phippsia algida*	2	40	8	6	*Ca Cg Cr Do Dp Ds Ph Pp Sc Se Sh*	<1
д	«Черная пленка» — *Pertusaria* sp. sp.+*Collema ceraniscum* — *Stereocaulon rivulorum* — *Dicranoweisia crispula* — *Phippsia algida*	4	50	6	2	*Cg Cr Do Dp Ds Ph Pp Sc Se Sh So*	<1
е	*Stereocaulon rivulorum* — фрагменты «черной пленки» — *Pertusaria* sp. sp.+*Ochrolechia* sp. sp. — *Polytrichum alpinum* — *Phippsia algida*	11	60	8	2	*Ca Cb Cg Cr Dm Do Dp Ds Pab Ph Pp Sc Se Sh*	3
ж	Фрагменты «черной пленки» — *Pertusaria* sp. sp.+ +*Ochrolechia* sp. sp. — *Stereocaulon rivulorum* — *Polytrichum alpinum*	3	10	5	<1	*Ca Cg Cr Do Dp Ph Pp Sc Se Sh*	15
з	Фрагменты «черной пленки» — *Pertusaria* sp. sp.+ +*Ochrolechia* sp. sp. — *Stereocaulon rivulorum* — *Hygrohypnum polare*+*Bryum* sp. sp. — *Phippsia algida*	4	30	3	7	*Ca Cr Do Sc Se Ph Sc Sh*	1
и	Фрагменты «черной пленки» — *Stereocaulon rivulorum* — *Hygrohypnum polare*+*Pohlia* sp. sp.+ *Polytrichum fragile* — *Phippsia algida*	5	5	3	<1	*Do Ph Sc Sh*	5
к	*Pohlia* sp. sp.+*Dicranoweisia crispula*+*Hygrohypnum polare*+*Seligeria polaris* — *Stereocaulon rivulorum*	7	1	<1	<1	*Ph Sc Sh*	35
л	*Campylium stellatum*+*Orthothecium chryseum*+ +*Bryum tortifolium*	3	40	2	<1	*Cg Ph Sc*	<1
м	*Hygrohypnum polare* — фрагменты «черной пленки» — *Stereocaulon rivulorum*	1	10	—	—	—	1
	Участки неоледеневшей суши, лишенные растительности	—	—	—	—	—	25
	Озера и снежники	—	—	—	—	—	10

Челюскин лишь редко и единично, а на первое место выходит отсутствующая на о. Земля Александры *Toninia lobulata*. Из-за более южного положения мыса Челюскин бо́льшую роль приобретает здесь группа Hylocomium alaskanum, особенно это выражается в том, что относящийся к этой экогруппе *Aulacomnium turgidum* встречается чаще и в значительно большем обилии, чем в растительных группировках о. Земля Александры. Имеется и ряд других отличий.

На о. Земля Александры мы, используя выделенные экогруппы, объединили нанокомплексы в 5 таксономических единиц, семиагрегации — в 11 единиц, агрегации — в одну таксономическую единицу.

Перед нами встал вопрос: как называть единицы, получившиеся при классификации открытых группировок? Для их обозначения термин «ассоциация», применяемый при классификации фитоценозов, непригоден, поскольку открытые группировки — это особые образования с существенными, коренными отличиями от фитоценозов. Основным и неотъемлемым признаком фитоценоза является наличие взаимовлияния растений друг на друга при их совместном произрастании на определенном участке территории, выражающееся в возникновении между ними конкурентных отношений. Фитоценоз имеет место при наличии «непрерывной ткани взаимовлияний» (Ниценко, 1968 : 34) налегающих друг на друга ценоячеек (Ипатов, 1966) или фитогенных полей (Уранов, 1965). В открытых группировках такая «непрерывная ткань взаимовлияний» отсутствует и они не относятся к категории фитоценозов, поэтому понятие ассоциации, означающее тип фитоценоза, здесь неприменимо. Мы использовали для обозначения единицы, объединяющей сходные открытые группировки, выражение «тип открытой группировки». Однако, может быть, имеет смысл применить более компактный термин, например термин «комитация» от латинского comitur — сопровождать, сопутствовать; это слово подчеркивало бы, что элементы открытых группировок (отдельные особи и маленькие фрагменты фитоценозов в семиагрегациях) не соприкасаются и не взаимодействуют друг с другом, но лишь «сопутствуют» друг другу будучи отделены друг от друга теми или иными промежутками.

Как уже говорилось, проблема классификации открытых группировок должна иметь большое значение и в крайнеаридных пустынях, где они встречаются как климаксовые образования (Рачковская, 1977, и др.). Открытые группировки крайнеаридных пустынь отличаются от полярнопустынных не только по видовому составу, экобиоморфам и принадлежности к геоэлементам флоры, но и по особенностям структуры, и поэтому методические приемы, которые мы употребили при классификации открытых группировок полярной пустыни, там не могут быть полностью применены. Однако общая постановка проблемы создания наряду с классификацией фитоценозов также и классификации открытых группировок, объединяемых в особую систему таксономических единиц, несомненно является актуальной для всех геоботанических областей.

Можно сомневаться в том, являются ли открытые растительные группировки объектами фитоценологии, но они несомненно входят в число объектов экологии (в широком смысле) и геоботаники как науки, изучающей растительный покров во всех его проявлениях.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Пробл. бот., 11. — Александрова В. Д. (1977). Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., Наука. — Гроссгейм А. А. (1929). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. Тр. по обслед. пастбищ ССР Азербайджана, сер. А, 1. — Дибнер В. Д. (1965). История формирования позднеплейстоценовых и голоценовых отложений Земли Франца-Иосифа. В кн.: Антропогеновый период в Арктике и Субарктике. М. — Жукова А. Л. (1973). Печеночные мхи полярных пустынь Земли Франца-Иосифа. Автореф. канд. дис. Л. —

Забинкова Н. Н., Кирпичников М. Э. (1957). Латинско-русский словарь для ботаников. Справочное пособие по систематике высших растений, 2. М.; Л. — Ипатов В. С. (1966). О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. Вестн. Лен. гос. унив., 15. — Матвеева Н. В. (1979). Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин). В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. — Ниценко А. А. (1968). О понятиях фитоценоза и ассоциации как первичных единиц геоботанического исследования. В кн.: Ботаника, 10. Минск. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Петровский В. В. (1961). Синузии как формы совместного существования растений. Бот. ж., 46, 11. — Рачковская Е. И. (1977). Крайнеаридные типы пустынь в Заалтайской Гоби. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. — Сукачев В. Н. (1975). Что такое фитоценоз? В кн.: В. Н. Сукачев. Избранные труды, 3. Проблемы фитоценологии. Л. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.; Л. — Lindsay D. C. (1975). The macrolichens of South Georgia. Brit. Antarct. Surv., Sci. Rep., 89. London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 V 1980.

SUMMARY

The vegetation of 70 plots of the Alexander Land Island was described. Only about 1% of them have continuous vegetative cover; open plant communities predominate. Most of open communities consist of separately scattered plant individuals without any phytocoenotical connections between them. Thus. they are not phytocoenoses and the term „agregation“ sensu Sukachev (1934) is applicable. Other open communities also include scattered small patches of various crustose lichens mixed with the *Hepaticae*, very small mosses, etc (cf. fig. 3), other moss-lichen patches, separate patches of *Stereocaulon rivulorum*, etc. For such open communities the term „semiaggregation“ is proposed. Open communities have been classified by means of ecological groups of species. All the open communities studied are divided into 12 taxonomical units. The terms „sociation“ or „association“ used for classification of phytocoenoses are inapplicable here; the term „comitation“ (from Latin „comitur“) is proposed. It is desirable to study open communities more closely in the regions, where they occur as formations of edaphic and climatic climaxes.

УДК 581.9 (479.25)

А. А. Сагателян

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ МЕГРИНСКОГО РАЙОНА АРМЯНСКОЙ ССР

A. A. SAGHATELJAN. GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE FLORA OF MEHRI DISTRICT IN ARMENIAN SSR

Приводятся данные географического анализа естественной флоры Мегринского р-на Армянской ССР. Ареалы 1547 видов, составляющих эту флору, группируются в 40 типов. Преобладают виды, ограниченные в своем распространении Древним Средиземьем, среди которых наиболее многочислен ирано-туранский элемент.

Мегринский р-н занимает крайний юг советской Армении и отграничен от соседних районов гребнями южной части субмеридионального Зангезурского хребта и его субширотного отрога — Мегринского хребта. На юге район граничит с Ираном по р. Аракс. Он расположен в сильно пересеченной горной местности с колебаниями абсолютных высот от 370 м над ур. м. в ущелье р. Аракс до 3000 м на водоразделах. Климат умеренно континентальный, в зависимости от высоты с годовым количеством осадков от 300 до 700 мм. Район занимает площадь в 750 км^2.

Флора района насчитывает 1547 видов и подвидов папоротникообразных и семенных растений, относящихся к 555 родам и 99 семействам. С целью выяснения географической структуры этой флоры нами проведено сравнительное изучение ареалов слагающих ее конкретных рас. При географическом анализе флоры Мегри мы вслед за А. И. Толмачевым (1974) придерживались понятия о географическом элементе как о видах, входящих в состав данной флоры и обладающих сходным общим распространением. Под типом ареала мы понимаем совокупность ареалов видов и подвидов, имеющих сходные очертания.

При разработке обозримой и в то же время включающей основную информацию схемы распределения ареалов по типам мы, следуя принципам Ю. Д. Клеопова (1938) и Р. В. Камелина (1973), основывались на обобщенной конфигурации ареалов. В связи с задачами работы и особой спецификой района исследований мы не старались полностью учесть подробности распространения широкоареальных видов, но уделяли больше внимания кавказским и армено-иранским видам. Например, независимо от того, к какой провинции Евразиатской степной области (Лавренко, 1950) тяготеет вид, мы называем его понтическим, но среди атропатенских видов выделяем североатропатенские и т. п.

Ареалы видов мегринской флоры объединены в 40 типов, краткая характеристика которых приводится ниже. Обобщенно характеризуется ценология видов, распространение которых можно отнести к тому или иному типу ареала, и приводятся примеры таких видов. Основных флороценотипов (типов растительности) в районе исследований 8: фриганоиды, шибляк, арчевники, дубняки и дубово-грабовые леса, трагакантники и трагакантовые степи, альпийские луга и «ковры», петрофитон, пойменные древесно-кустарниковые заросли. Перейдем к характеристике типов ареала, на которые распадается мегринская флора.

1. Плюрирегиональный — с обширным ареалом по крайней мере в трех флористических царствах — 34 вида (2.2% флоры). В этой группе представлены рудеральные, сегетальные и гидрофильные виды, такие как *Polygonum aviculare* L., *Lythrum salicaria* L., *Solanum nigrum* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., и петрофильный *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. Сюда же отнесены 5 видов с палеарктико-палеотропическим распространением (*Phragmites australis* ssp. *altissimus* (Benth.) W. Clayton, *Arenaria serpyllifolia* L., *Euphorbia helioscopia* L. и др.) и 2 вида с тропико-субтропическим ареалом (*Sorghum halepense* (L.) Pers., *Setaria italica* (L.) Beauv.). В итоге подобный тип ареала имеет 41 вид (2.65% флоры).

2. Голарктический — с ареалом, охватывающим почти все или все Голарктическое царство — 40 видов (2.59%). Большинство из них сорные (*Avena fatua* L., *Galium spurium* L.), водные (*Typha latifolia* L., *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel.) или прибрежные виды (*Cyperus fuscus* L.). Меньше видов скальных, таких как *Asplenium trichomanes* L. (с резко дизъюнктивным ареалом), *A. septentrionale* (L.) Hoffm., *Sagina saginoides* (L.) Karst., а также луговых и степных (*Poa pratensis* L., *Trifolium pratense* L.).

3. Палеарктический — охватывает умеренные и субтропические области Голарктического царства в пределах Старого Света — 99 видов (6.42%). Преобладают виды сорные, такие как *Herniaria hirsuta* L., *Galium aparine* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic., прибрежные (*Populus nigra* L., *Hippophaë rhamnoides* L.), лесные (*Geum urbanum* L., *Asperula odorata* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.). Из них 17 видов ограничены Западной Палеарктикой (*Samolus valerandii* L., *Rosa canina* L., *Mentha longifolia* (L.) L.) и 3 вида — Восточной Палеарктикой (*Saxifraga sibirica* L., *Epilobium nervosum* Boiss. et Buhse, *Typha laxmannii* Lepech.).

4. Евро-сибирский — охватывает Бореальное подцарство Голарктики в пределах Евразии — 55 видов (3.57%). В этой группе — широко распространенные в лесных районах виды, такие как *Sorbus aucuparia* L., *Campanula rapunculoides* L., *Cerastium davuricum* Fisch. ex Spreng., *Ranunculus polyanthemos* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Betula pendula* Roth и др. Ряд видов встречается в нашей флоре как сорные, а растений не лесных местообитаний очень немного (например, *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd.).

5. Европейский — охватывает Европу (и иногда Северную Анатолию) на восток до Урала или Зауралья — 55 видов (3.57%). Виды этой группы проникают на Кавказ не только с севера, но также и через Балканы и Северную Анатолию (например, *Carpinus betulus* L. с евро-эвксино-гирканским ареалом). В этом типе ареала представлены лесные виды: *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L., *Euonymus verrucosus* Scop. (центрально-восточноевропейский), *Lathyrus sylvestris* L. и др.; на опушечных осыпях местами доминирует *Verbascum speciosum* Schrad., а во фрагментах горной степи — *Genista tinctoria* L.

6. Древнесредиземноморский — охватывает Древнесредиземноморское подцарство Голарктического царства, т. е. территорию от Испании и Макаронезии до пустыни Гоби и Западных Гималаев — 62 вида (4.02%). Большинство видов этой группы тяготеет к шибляку и фриганоидам: *Queria hispanica* L., *Velezia rigida* L., *Callipeltis cucullaris* (L.) DC., *Trachynia distachya* (L.) Link; в их числе ксерофильные папоротники: *Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn, *Ceterach officinarum* Willd. и эдификаторы: *Roemeria hybrida* (L.) DC., *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl.; некоторые виды распространены как сорные (*Tribulus terrestris* L., *Peganum harmala* L. и др.).

7. Евро-древнесредиземноморский — с ареалом, охватывающим бóльшую часть Древнего Средиземья и Европу, преимущественно Среднюю

и Восточную (иногда до Западной Сибири) — 63 вида (4.08%). В этом типе объединены виды, представленные во многих ксерофильных формациях, не проявляющие особой приуроченности к какой-либо из них. Во фриганоидах и шибляке это *Alyssum desertorum* Stapf, *Valerianella coronata* (L.) DC., *Bromus squarrosus* L., *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *A. tectorum* (L.) Nevski, *Arabis auriculata* Lam. и др. В этой группе целый ряд сорных видов, таких как *Tragus racemosus* (L.) All., *Ceratocephalus falcatus* (L.) Pers., *Portulaca oleracea* L., *Fumaria vaillantii* Loisel., *Gladiolus italicus* Mill., значительно меньше лесных видов, таких как *Hesperis matronalis* L., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Rosa corymbifera* Borkh., *Ranunculus repens* L.

8. Средиземноморский — с ареалом в Средиземноморской области, т. е. от Испании до западной Анатолии и Палестины — 31 вид (2.01%). Средиземноморские виды проникают в Закавказье главным образом через Северную Анатолию и иногда доходят до юго-западного побережья Каспийского моря. Две другие волны идут по предгорьям систем Тавра и Курдистана, а также через Южный Крым. Эти виды, характерные в Средиземье для маквиса и его дериватов: баты и гариги, в нашей флоре участвуют в группировках фриганоидов и шибляка. Это виды: *Onobrychis caput-galli* (L.) Lam., *Linaria simplex* (Willd.) DC., *Lolium multiflorum* Lam., *Salvia viridis* L., *Legousia falcata* (Ten.) Fritsch (заходит в арчевники, но чаще — в шибляке), *Scleropoa rigida* (L.) Griseb., *Campanula erinus* L. Роль их в растительном покрове невелика, а эдификатором изредка является *Pistacia mutica* Fisch. et C. A. Mey., в прошлом значительно лучше представленная в нашей флоре. В контактных с арчевниками группировках можно встретить *Pisum elatius* Bieb., *Cynosurus echinatus* L. Несколько видов, таких как *Ornithogalum montanum* Cyr., *Melilotus neapolitanus* Ten., *Trifolium hirtum* All., обычно поднимаются до среднего горного пояса.

9. Евро-средиземноморский — охватывает Европу (за исключением севера) и северосредиземноморские страны — 33 вида (2.14%). В исследуемой флоре они участвуют в группировках, распространенных от альпийского до среднего горных поясов. В альпийских ландшафтах это *Juniperus communis* L. ssp. *hemisphaerica* (J. et C. Presl) Nym. (эдификатор), *Rumex alpinus* L., *Phleum nodosum* L., *Anthemis triumfettii* (L.) All. Из мезофильных лесных видов приведем *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Actaea spicata* L. Этот тип ареала реже у горно-степных видов (*Papaver dubium* L., *Salvia verticillata* L.).

10. Средиземноморско-переднеазиатский (включая средиземноморско-ирано-туранский) — с ареалом в области Средиземья и Западноазиатской подобласти Ирано-Туранской области (Тахтаджян, 1978), т. е. на восток до Прибалхашья, Центрального Тянь-Шаня и Западных Гималаев — 43 вида (2.79%). Часть видов этого типа ареала доходит на востоке лишь до Копетдага. Преобладают виды, характерные для арчевников, шибляка и фриганоидов. Здесь важнейший эдификатор — *Paliurus spina-christi* Mill., ряд обычных в названных флороценотипах видов, таких как *Cnicus benedictus* L., *Filago pyramidata* L., *Medicago rigidula* (L.) All., *Trigonella monspeliaca* L., *Helianthemum ledifolium* (L.) Mill., *Ziziphora capitata* L. Во фриганоидах и шибляке обычны *Calendula gracilis* DC., *Hippocrepis biflora* Spreng., *Sideritis montana* L., *Medicago orbicularis* (L.) Bartal. и др.; в арчевниках и шибляке — *Jasminum fruticans* L., *Convolvulus cantabrica* L., *Centaurea solstilialis* L., *Vicia ervilia* (L.) Willd. Из петрофитов отметим *Cheilanthes marantae* (L.) Domin, *Ch. pteridioides* (Reichard) C. Chr., *Sedum hispanicum* L.

11. Восточносредиземноморско-переднеазиатский — охватывает восточную половину Средиземноморской области и Переднюю Азию, т. е. территорию от Адриатического побережья Италии (или от Балкан) до Курдо-Загросских гор (или еще восточнее) — 23 вида (1.49%). Сюда входят разнообразные по экологии и фитоценоциклу виды. На альпийских

лугах это *Crocus biflorus* Mill., *Corydalis rutifolia* (Sibth. et Smith) DC. ssp. *erdelii* (Zucc.) Cullen et P. H. Davis; в лесах — *Dactylorhiza iberica* (Bieb. ex Willd.) Soó, *Fibigia clypeata* (L.) Medic., *Periploca graeca* L., субэдификатор трагакантников — *Prangos ferulacea* (L.) Lindl.; в шибляке и фриганоидах — *Cephalorrhynchus tuberosus* (Stev.) Schchian, *Ajuga orientalis* L., *Acinos rotundifolius* Pers., *Allium stamineum* Boiss., *Filago eriocephala* Guss.

12. Восточносредиземноморский — охватывает Восточносредиземноморскую провинцию Средиземноморской области, внешнюю Анатолию, иногда Южный Крым и эксклавами представленный вплоть до юго-западного побережья Каспийского моря — 35 видов (2.27%). В этом типе объединены эдификаторы — *Quercus infectoria* Oliv. ssp. *boissieri* (Reut.) O. Schwarz и *Juniperus foetidissima* Willd., лесные виды: *Polygonatum polyanthemum* (Bieb.) Dietr., *Cephalanthera kurdica* Bornm. et Kraenzl.. ssp. *floribunda* (Woronow) Soó, *Veronica multifida* L., *Vicia truncatula* Fisch. ex Bieb.; гидрофильный альпийский вид *Caltha polypetala* Hochst.; в арчевниках и шибляке — *Dorycnium intermedium* Ledeb., *Trigonella striata* L., *Melica ciliata* L. ssp. *taurica* (C. Koch) Tzvel., *Coronilla cretica* L. и др. Четыре вида не захватывают ареалом Большой Кавказ (например, *Vicia elegans* Guss.). К этой группе относится *Orobus laxiflorus* Desf. с характерным восточносредиземноморско-эвксино-гирканским ареалом.

13. Евро-средиземноморско-переднеазиатский — охватывает Европу (чаще Среднюю), Средиземье и Переднюю Азию — 65 видов (4.21%). Значительная часть видов — лесные, такие как *Orchis simia* Lam., *O. mascula* (L.) L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Cornus mas* L., *Viola odorata* L.; ряд видов встречается как сорные: *Malva sylvestris* L., *Reseda lutea* L., *Adonis aestivalis* L., *Clypeola jonthlaspi* L., *Galium tricornutum* Dandy; в арчевниках и шибляке обычны *Senecio vernalis* Waldst. et Kit., *Filago vulgaris* Lam., *Herniaria incana* Lam., *Sedum annuum* L., *Cerasus mahaleb* (L.) Mill.; меньше в этой группе фриганоидных видов (*Teucrium polium* L., *Sedum album* L., *Leontodon asper* (Waldst. et Kit.) Poir.).

14. Древнесредиземноморско-палеотропический — охватывает пустынные и полупустынные территории Древнего Средиземья и Палеотропического царства — 20 видов (1.3%). Здесь представлены характерные элементы пустынь и саванн, мигрирующие на север и занимающие прибрежные (*Citrullus colocynthus* (L.) Schrad., *Erianthus ravennae* (L.) Beauv., *Imperata cylindrica* (L.) Beauv.) или издавна подверженные влиянию человека (*Prosopis farcta* (Banks et Soland.) Machride, *Hibiscus trionum* L.) местообитания. Все виды приурочены в нашей флоре к песчаным или слабозасоленным берегам р. Аракс, а также к скалистым бортам ее ущелья. В узкой полосе тугаев это эдификаторы *Tamarix meyeri* Boiss., *Lycium depressum* Stocks. В осыпных группировках часто доминирует *Pennisetum orientale* Rich., в полосе фриганоидов обычны *Crepis sancta* (L.) Babc., *Plantago ovata* Forssk., *Capparis spinosa* L.

15. Понтическо-древнесредиземноморский — с ареалом, охватывающим Понтическую область Бореального подцарства и бо́льшую часть или восточную половину Древнесредиземноморского подцарства — 64 вида (4.15%). Большинство из этих видов встречается и в арчевниках, и в шибляке, и во фриганоидах. Местами доминируют *Spiraea crenata* L., *Caragana grandiflora* (Bieb.) DC.; очень обычны во флоре района *Vinca herbacea* Waldst. et Kit., *Poa bulbosa* L., *Muscari tenuiflorum* Tausch. К фриганоидам и шибляку тяготеют *Erysimum leucanthemum* (Steph.) B.Fedtsch., *Ephedra distachya* L., *Scabiosa micrantha* Desf., *Galium tenuissimum* Bieb.; к арчевникам — *Silene compacta* Fisch. ex Hornem., *Linum nervosum* Waldst. et Kit. В лесах обычна *Primula macrocalyx* Bunge, а из мезофильных прибрежных видов в этой группе: *Apocynum venetum* L., *Lathyrus incurvus* (Roth) Roth, *Glycyrrhiza glabra* L. Ряд видов встречается как сорные (*Nepeta cataria* L., *Asperula humifusa* (Bieb.) Bess. и др.).

16. Арктомонтанный — с дизъюнктивным ареалом в Арктике

и в высокогорьях Голарктики — 3 вида (0.19%): *Astragalus alpinus* L., *Cerastium cerastioides* (L.) Britt., *Phleum alpinum* L.

17. Ирано-туранский — с ареалом в пределах Ирано-Туранской области Древнего Средиземья, т. е. от Центральной Анатолии и севера Синая до пустыни Гоби и Западных Гималаев — 123 вида (7.99%). Большинство из этих видов характерно для преобладающих здесь ксерофильных флороценотипов: шибляка (*Celtis caucasica* Willd., *Punica granatum* L. — оба эдификаторы, *Lappula sinaica* (DC.) Aschers. ex Schweinf., *Otites cyri* (Schischk.) Grossh.); фриганоидов (*Reaumuria alternifolia* (Labill.) Britten — субэдификатор, *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., *Minuartia meyeri* (Boiss.) Bornm., *Astragalus asterias* Stev. ex Ledeb., *Anthemis candidissima* Willd. ex Spreng.); некоторые виды характерны для галофильной формации (*Nitraria schoberi* L., *Suaeda microphylla* Pall., *Lycium ruthenicum* Murr.); часть видов заходит в арчевники (*Crucianella chlorostachys* Fisch. et C. A. Mey.) и дубняки (*Conringia planisiliqua* Fisch. et C. A. Mey.). 18 видов захватывают ареалом также и Восточносредиземноморскую провинцию. Это широко распространяющиеся вдоль дорог ксерофилы: *Centaurea iberica* Trev., *Xeranthemum squarrosum* Boiss., *Alhagi maurorum* Medic. и виды фриганоидов: *Lappula spinocarpos* (Forssk.) Aschers. ex O. Kuntze, *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski, *Dianthus crinitus* Smith и др.

18. Переднеазиатский — с ареалом от Балкан и Сирии до горной Средней Азии, Турана и Западного Пакистана — 102 вида (6.62%). В этой группе важнейшие эдификаторы *Juniperus excelsa* Bieb. ssp. *polycarpos* (C. Koch) Takht. (ксерофильные арчевники по южному макросклону Эльбурса, тянущиеся с перерывами до Афганистана), *Celtis glabrata* Stev. ex Planch., *Cerasus microcarpa* (C. A. Mey.) Boiss. — в шибляке и фриганоидах, *Colutea cilicica* Boiss. et Bal. — в комплексе с арчой. Сюда относятся также скальные и осыпные виды: *Scrophularia decipiens* Boiss. et Kotschy, *Galium coronatum* Sibth. et Smith, *Dianthus orientalis* Adams и ряд связанных с шибляком и фриганоидами видов: *Galium tenuissimum* Bieb., *Pterocephalus plumosus* (L.) Coult., *Paronychia kurdica* Boiss., *Aethionema arabicum* (L.) N. Busch, *Alyssum strictum* Willd. и др. 7 видов этой группы приурочены к западной половине Передней Азии (*Silene chlorifolia* Smith, *Helichrysum graveolens* (Bieb.) Boiss. и др.). Часть переднеазиатских видов не захватывает туранских территорий, а *Heliotropium ellipticum* Ledeb. и *Chamaesyce turcomanica* (Boiss.) Prokh., напротив, тяготеют к восточной половине Передней Азии.

19. Туранский — охватывает Туранскую провинцию, а также энклавы туранской флоры в Иране и других частях Передней Азии — 13 видов (0.84%). В исследованном районе они приурочены исключительно к фриганоидам, включая небольшие фрагменты галофильной и гипсофильной формаций в ущелье р. Аракс. Например: *Salsola glauca* Bieb. — субэдификатор, *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl, *Petrosimonia glauca* (Pall.) Bunge, *Astragalus tribuloides* Delile, *Hyoscyamus pusillus* L., *Atriplex micrantha* C. A. Mey.

20. Западнотуранский — приурочен к туранским территориям в Закавказье, т. е. к Кура-Араксинской низменности, участкам в Северном Азербайджане и Восточной Грузии, а также к долине р. Аракс (преимущественно в Араратско-Нахичеванской котловине) — 3 вида (0.19%): *Salsola gemmascens* Pall. ssp. *nodulosa* (Moq.) Botsch. — эдификатор гипсофильных группировок, *S. ericoides* Bieb., *Malvalthaea transcaucasica* (Sosn.) Iljin. Все виды встречаются в районе исследований в поясе фриганоидной растительности.

21. Иранский — охватывает Иранское нагорье с окаймляющими его горными системами, т. е. территорию от Атропатена и Курдо-Загросских гор на западе до Копетдага (или горной Средней Азии), Афганистана и северо-западного Пакистана на востоке — 61 вид (3.96%). Большинство из них — виды фриганоидов и в меньшей степени — шибляка, из которых

эдификаторами являются *Zygophyllum atriplicoides* C. A. Mey. (до Средней Азии), *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et C. A. Mey., *Silene commelinifolia* Boiss., *Stachys inflata* Benth., *Michauxia laevigata* Vent., *Andrachne fruticulosa* Boiss., *Thalictrum sultanabadense* Stapf (до Средней Азии), *Melica persica* Kunth ssp. *inaequiglumis* (Boiss.) Bor (до Средней Азии). В петрофильных группировках часто доминирует *Satureja macrantha* C. A. Mey., на осыпях — *Marrubium persicum* C. A. Mey., *Glaucium elegans* Fisch. et C. A. Mey. (до Средней Азии). Сюда же относится ряд видов, представленных во многих ассоциациях фриганоидов: *Polygala hohenackerana* Fisch. et C. A. Mey., *Allium rubellum* Bieb., *Sterigmostemum acanthocarpum* Fisch. et C. A. Mey., *Argyrolobium trigonelloides* Jaub. et Spach, *Tragopogon collinus* DC. До шибляка и арчевников доходят *Stachys inflata* Benth., *Muscari caucasicum* (Griseb.) Baker, *Ziziphora persica* Bunge (до Средней Азии), *Z. rigida* (Boiss.) Stapf и др.

22. Армено-иранский — охватывает группу Армено-Иранских провинций, т. е. территорию от Анатолийской диагонали (Davis, 1971) на западе до Копетдага и (редко) Южного Афганистана на востоке — 48 видов (3.11%). В отличие от иранских видов в этой группе объединены виды, характерные не только для низкогорий, но также и для среднегорий и высокогорий. Так, на альпийских лугах встречаются *Taraxacum stevenii* DC., *Hordeum violaceum* Boiss. et Huet, *Cirsium rhizocephalum* C. A. Mey.; в трагакантниках — *Astragalus aureus* Willd. — эдификатор, *Helichrysum armenium* (Fisch. et C. A. Mey.) DC., *Eremostachys laciniata* (L.) Bunge, *Gypsophila elegans* Bieb.; во фриганоидах и шибляке обычны *Rhamnus pallasii* Fisch. et C. A. Mey., *Crucianella gilanica* Trin., *Asperula glomerata* (Bieb.) Griseb., *Lepidium vesicarium* L., *Calendula persica* C. A. Mey., *Consolida persica* (Boiss.) Schroeding., *Onobrychis altissima* Grossh. Менее обычны фриганоидные виды *Tragopogon pterocarpus* DC. и *Scandix aucheri* Boiss.

23. Атропатенский — с ареалом в пределах Атропатенской подпровинции Армено-Ирана. Относимые сюда ареалы охватывают Иранский Азербайджан на восток до г. Казвина или г. Тегерана, Восточную Анатолию на запад до г. Битлиса, Среднеараксинскую межгорную впадину и Даралагязский, Зангезурский, Мегринский, Карабахский и Диабарский районы флоры СССР — 52 вида (3.37%). Из них 30 видов — фриганоидные, как обычные в этом флороценотипе и иногда заходящие в шибляк (*Centaurea sosnovskyi* Grossh., *Cousinia macroptera* C. A. Mey., *Onobrychis michauxii* DC., *O. subacaulis* Boiss., *Oligochaeta divaricata* (Fisch. et C. A. Mey.) C. Koch, *Iris paradoxa* Stev., *Acantholimon karelinii* (Stschegl.) Bunge — эдификатор, *Verbascum suworowianum* (C. Koch) O. Kuntze), так и редкие: *Jaubertia szovitsii* (DC.) Taktht. s. str., *Allium akaka* S. G. Gmel., *Secale vavilovii* Grossh., *Lactuca takhtadzhianii* Sosn. Остальные виды приурочены к группировкам гемиксерофитов среднего и субальпийского поясов: довольно редкий *Astragalus euoplus* Trautv., *Acantholimon sahendicum* Boiss. et Buhse — к трагакантникам; *Astragalus robustus* Bunge, *Silene meyeri* Fenzl, *Heliotropium szovitsii* (Stev.) Bunge — к шибляку и арчевникам. Часть видов произрастает в дубняках (*Nepeta grandiflora* Bieb. ssp. *zangezura* Grossh., *Corydalis persica* Cham. et Schlecht., *Astragalus fabaceus* Bieb.).

24. Североатропатенский — объединяет ареалы, ограниченные закавказской частью Атропатенской подпровинции на юг до хребта Карадаг в Иране — 64 вида (4.15%). Из них 31 вид — эндемики Южного Закавказья, например: *Amygdalus nairica* Fed. et Takht., *Acantholimon fedorovii* Tamamsch. et Mirzoeva — эдификаторы; виды фриганоидов и шибляка — *Peltariopsis grossheimii* N. Busch, *Scilla mischtschenkoana* Grossh. Для фриганоидов также характерны *Cousinia erivanensis* Bornm., *Centaurea alexandrii* Bordz., *Sameraria glastifolia* (Fisch. et C. A. Mey.) Boiss. В высокогорьях произрастают *Arabis armena* N. Busch, *Erysimum wagifii* M. Kassumov; в дубняках — эндемики Капутджухской гряды Зангезурского хребта: *Rosa atropatana* Sosn., *Erysimum lilacinum* Steinb. К самой южной части

этой гряды приурочена *Scilla atropatana* Grossh. (полынники и гипсофильные группировки с *Salsola nodulosa* (Moq.) Iljin.).

25. Армено-атропатенский — охватывает Армянскую и Атропатенскую подпровинции Армено-Ирана — 38 видов (2.46%). Здесь представлены эдификаторы фриганоидов и шибляка — *Amygdalus fenzliana* (Fritsch) Lipsky, *Astragalus cancellatus* Bunge, *Isatis steveniana* Trautv. Для этих же флороценотипов характерны *Helichrysum undulatum* Ledeb. ssp. *rubicundum* (C. Koch) Takht., *Delphinium szovitsianum* Boiss., *Erysimum szovitsianum* Boiss. (в шибляке и арчевниках). В трагакантниках обычны *Prangos acris-romanae* Boiss. et Huet, *Vicia variegata* Willd., *Papaver orientale* L. Для альпийского и верхнего горных поясов характерны преимущественно армянские виды: *Ornithogalum sigmoideum* Freyn et Sint., *Merendera raddeana* Regel, *Fritillaria armena* Boiss., *Tanacetum chiliophyllum* (Fisch. et C. A. Mey.) Sch. Bip.

26. Атропатено-курдо-загросский — охватывает Атропатен и систему Курдо-Загросских гор на юг до провинции Ирана Фарс — 13 видов (0.84%). Из этих видов во фриганоидах распространены — *Allium viride* Grossh., *Koeleria kurdica* Ujhel., *Rosularia persica* (Boiss.) Berger; в дубняках на сухих склонах — *Fritillaria kurdica* Boiss. et Noë. Интересно выделить атропатено-курдистанские *Crepis sahendii* Boiss. et Buhse (альпийский) и *Acer monspessulanum* L. ssp. *assyriacum* (Pojark.) Rech. fil. (в дубняках из араксинского дуба).

27. Армено-атропатено-курдо-загросский — охватывает соответствующие фитохории Армено-Ирана — 6 видов (0.39%). Из них во фриганоидах и шибляке обычны *Paracaryum strictum* (C. Koch) Boiss., *Onosma sericeum* Willd., *Echinops pungens* Trautv.; в шибляке и арчевниках — *Euphorbia orientalis* L. и *Rindera lanata* (Lam.) Bunge; субальпийский петрофит *Campanula aucheri* A. DC. также имеет этот тип ареала.

28. Анатолийско-атропатено-курдо-загросский — с более южным, чем в предыдущем типе, ареалом, охватывающим Центральноанатолийскую провинцию и Атропатено-Курдо-Загросский хорион — 6 видов (0.39%). В шибляке и фриганоидах распространены *Isatis buschiana* Schischk., *Linaria kurdica* Boiss. et Hohen., *Allium callidictyon* C. A. Mey. и ставший очень редким *Gladiolus halophilus* Boiss. et Heldr. На сухих склонах среднегорья встречаются *Papaver persicum* Lindl. и *Moltkia caerulea* (Willd.) Lehm.

29. Атропатено-хорасанский — охватывает Атропатенскую и Хорасанскую подпровинции Армено-Ирана — 3 вида (0.19%). Эти виды заходят также и в горную Среднюю Азию. Сюда относятся эдификатор в некоторых формациях фриганоидного ряда *Acanthophyllum mucronatum* C. A. Mey., очень обычная в низкогорьях *Euphorbia marschalliana* Boiss. и петрофит среднего горного пояса *Symphyandra armena* (Stev.) A. DC.

30. Анатолийско-атропатенский — охватывает Анатолийское плоскогорье и Армянское нагорье (в широком смысле) — 11 видов (0.71%). Здесь преобладают виды шибляка и фриганоидов: *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Trigonella lunata* Boiss., *Camelina laxa* C. A. Mey.; у верхней лесной опушки и на альпийских лугах произрастают *Erigeron caucasicus* Stev. ssp. *venustus* (Botsch.) Grierson, *Scorzonera rigida* Auch. ex DC. и др.

31. Эвксинский — с ареалом в Эвксинской провинции (включая Южный Крым и северную часть Западного Закавказья) — 31 вид (2.01%). Большинство из них — мезофильные виды, тяготеющие в исследуемой флоре к дубово-грабовым и дубовым лесам, альпийским лугам и скалам. Например *Acer trautvetteri* Medw., *Anemone caucasica* Willd. ex Rupr., *Ornithogalum woronowii* Krasch. (последние два — колхидские), *Scrophularia olympica* Boiss. Четыре вида имеют южноэвксино-армянский ареал: *Ranunculus szovitsianus* Boiss., *Erysimum pulchellum* (Willd.) J. Gay, *Thlaspi platycarpum* Fisch. et C. A. Mey., *Scrophularia macrobotrys* Ledeb.

32. Гирканский — охватывает Гирканскую провинцию Ирано-Туранской области и иногда Каспийский Дагестан и Юго-Осетию (очень редко

Западный Копетдаг) — 12 видов (0.78%). Менее многочисленная по сравнению с эвксинской группа видов, которая, однако, играет бо́льшую роль в растительности района. Здесь обычная для лесов всех типов и для высокогорий *Scilla caucasica* Miscz. и чисто лесные виды *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don fil., *Digitalis nervosa* Steud. et Hochst. и др. В арчевниках и дубняках представлены образующий огромные заросли *Iris imbricata* Lindl. и редкий *Bromus briziformis* Fisch. et C. A. Mey.; в шибляке — *Trigonella calliceras* Fisch., *Onobrychis bungei* Boiss. В лесах по восточному макросклону Зангезурского хребта изредка попадается *Acer hyrcanum* Fisch. et C. A. Mey. ssp. *hyrcanum*.

33. Гиркано-эвксинский — охватывает Гирканскую и Эвксинскую провинции и часть промежуточных районов Кавказа — 21 вид (1.36%). Большинство видов — высокогорные луговые (*Veronica gentianoides* Vahl, *Trifolium canescens* Willd. — весьма декоративный петрофит *Sedum pilosum* Bieb.), а также лесные (*Lathyrus roseus* Stev. и др.). В арчевниках и шибляке обычны *Argyrolobium biebersteinii* P. W. Ball, *Trifolium tumens* Stev. ex Boiss. и др.

34. Кавказский — охватывает хребты и нагорья Большого и Малого Кавказа с частыми иррадиациями в зарубежные части Армянского нагорья — 63 вида (4.08%). Преобладают высокогорные виды. На альпийских лугах и у верхней опушки леса распространены *Alchemilla sericea* Willd., *Trifolium ambiguum* Bieb., *Koeleria albovii* Domin (*K. caucasica* (Domin) B. Fedtsch. p. p.), *Vicia grossheimii* Ekvtim., *Puschkinia scilloides* Adams (обычная и в лесах). Из важнейших эдификаторов в этой группе имеются *Juniperus oblonga* Bieb., *Pyrus caucasica* Fed., *Colutea orientalis* Mill.; часть видов распространена от нижнего до верхнего горных поясов: *Campanula hohenackeri* Fisch. et C. A. Mey., *Euphorbia iberica* Boiss., *Silene multifida* (Adams) Rohrb.

35. Малоазиатско-кавказский — с ареалом в горах и нагорьях Кавказа и Малой Азии — 26 видов (1.69%). Большинство видов приурочено к альпийским лугам: *Gentiana dshimilensis* C. Koch, *Gagea glacialis* C. Koch, *Draba bruniifolia* Stev., *Vicia alpestris* Stev. и др. и лесам: *Malus orientalis* Uglitzk., *Rosa iberica* Stev. В трагакантниках субдоминирует *Hippomarathrum microcarpum* (Bieb.) B. Fedtsch. В растительности нижних поясов роль видов этой группы незначительна.

36. Малоазиатско-малокавказский — охватывает Анатолию и Закавказское нагорье (чаще его юго-западные и южные части) — 20 видов (1.3%). В этой группе преобладают виды трагакантников: *Acantholimon balansae* Boiss., *Eremurus spectabilis* Bieb., *Astragalus microcephalus* Willd., *Inula montbretiana* DC. и альпийских лугов: *Inula acaulis* Schott et Kotschy ex Boiss., *Scrophularia ilvensis* C. Koch, *Campanula tridentata* Schreb.

37. Малокавказский — охватывает Закавказское нагорье (Гвоздецкий, 1954), т. е. систему северных и северо-восточных хребтов Малого Кавказа, север и северо-восток Армянского вулканического нагорья и окружающие его на юго-западе Приараксинские хребты — 24 вида (1.56%). Этим типом ареала обладают виды различной экологии и фитоценоцикла, часто играющие существенную роль в растительном покрове, такие как *Acer monspessulanum* L. ssp. *ibericum* (Bieb.) Yaltirik (дубняки, контактные с арчевниками группировки), *Lonicera caucasica* Pall. (дубняки, арчевники, шибляк), *Cousinia macrocephala* C. A. Mey. (местами в верхнем поясе эдификатор). В шибляке обычны *Erysimum leptophyllum* (Bieb.) Andrz., *Onosma armeniacum* Klok. ex M. Pop. Этим типом ареала обладает и редкая рябина *Sorbus roopiana* Bordz. (дубняки с *Quercus macranthera*).

38. Восточнозакавказский — охватывает восточную часть Закавказского нагорья, т. е. Закавказское нагорье за исключением Аджаро-Имеретинского и Триалетского хребтов (к востоку и к югу от долины р. Храми) — 23 вида (1.49%). Здесь также представлены виды разнообразной ценологии: фриганоидные (*Jurinea elegans* Stev., *Asphodeline dendroides* (Hoffm.) Woronow ex Grossh.), виды шибляка и арчевников

(*Dianthus inamoenus* Schischk., *Bellevalia zygomorpha* Woronow), грабово-дубовых лесов (*Orchis schelkownikowii* Woronow, *Carpinus schuschaensis* H. Winkl.). Интересно выделить некоторые ареалы: иберийско-карабахско-мегринский (*Genista transcaucasica* Schischk.), иберийско-мегринский (*Rubus cartalinicus* Juz., *Pyrus georgica* Kuth., *P. demetrii* Kuth.), албанско-мегринский (*Rosa sachokiana* P. Jarosch.), сомхето-карабахско-мегринский (*Thymus transcaucasicus* Ronn.), карабахско-мегринский (*Scutellaria orientalis* L. ssp. *platystegia* (Juz.) Fed.).

39. Восточнозакавказско-атропатенский — охватывает Атропатенскую подпровинцию и восточную часть Закавказского нагорья — 16 видов (1.038%). Это виды фриганоидов (*Astragalus stevenianus* DC. — субэдификатор, *Cymbocarpum anethoides* DC., *Nepeta meyeri* Benth.), арчевников и шибляка (*Astragalus fabaceus* Bieb., *Hedysarum formosum* Fisch. et C. A. Mey. ex Basin., *Iris caucasica* Hoffm.).

40. Мегринский — эндемики Мегринского флористического округа — 17 видов (1.11%). Во фриганоидах — эдификаторы *Cousinia lomakinii* C. Winkl., *Ephedra aurantiaca* Takht., в трагакантниках — арчевниках *Tulipa sosnowskyi* Achverd. et Mirzoeva, в дубняках — *Pyrus complexa* Rubtz., *Cornus araratianii* Takht., субальпийские *Taraxacum megricum* Tzvel. — луга, *Linaria megrica* Tzvel. — трагакантники; петрофильный *Scrophularia takhtadjanii* Gabr. и др.

При анализе не учтены 6 видов, занесенных в нашу флору, главным образом североамериканского происхождения. Для 13 видов флоры нам не удалось установить типы ареала. Сводя типы ареалов в таблицу, мы пытались сгруппировать их по хориономическому принципу.

Сгруппируем подобные типы ареалов, при этом получаем следующие цифры

Широкоареальных	200 видов	(13.08%)	
Евро-сибирских	113	(7.39%)	
Субсредиземноморских	314	(20.54%)	в широком смысле древнесредиземноморских 1215 видов (79.5%)
Древнесредиземноморских	901	(58.96%)	

Таким образом, мегринская флора почти на 80% сложена древнесредиземноморскими видами в широком смысле. Из 901 вида (59%), ограниченных в своем распространении территориями Древнего Средиземья, видов с распространением по всему субдоминиону — 62 (4%), преимущественно средиземноморских (т. е. более западных) — 74 (4.8%), а видов с распространением в восточной части Древнего Средиземья — 765 (50%). В свою очередь группа восточнодревнесредиземноморских видов слагается из видов с ареалами, простирающимися по всей Передней Азии, — 102 (6.6%), восточносредиземноморских — 110 (7.2%) и ирано-туранских 553 (36.2%). В этой крупнейшей группе лишь 123 вида (8%) охватывают весь хорион, 16 (1%) туранских, 12 (0.8%), гирканских, 37 (2.4%) анатолийско-атропатенских и 365 (23.9%) армено-иранских. Следовательно, почти треть мегринской флоры и две трети ирано-туранских видов, представленных в ней, приходится на армено-иранский элемент. Внутри же группы армено-иранских видов преобладает собственно иранский элемент — 226 видов (14.8%), который в свою очередь обязан многочисленностью главным образом атропатенским эндемикам и субэндемикам — 165 видов (10.8%). Столь значительное представительство атропатенского элемента склоняет нас к мысли, что Атропатенский хорион заслуживает более высокого ранга, чем ранг подпровинции. Однако отметим, что из 365 армено-иранских видов 230 являются армено-атропатено-курдо-загросскими. Учитывая также, что атропатено-хорасанских видов в исследуемой флоре всего 3 (и чуть больше в Северном Атропатене в целом), а собственно центральноиранский элемент отсутствует, мы предпочитаем именно более крупный Армено-Атропатено-Курдо-Загросский хорион

Типы ареалов флоры Мегринского р-на Армянской ССР

Тип ареала	Число видов	Процент от общего числа видов
Плюрирегиональный	34	2.2
Палеарктико-палеотропический	5	0.32
Тропико-субтропический	2	0.129
Древнесредиземноморско-палеотропический	20	1.3
Голарктический	40	2.59
Палеарктический	99	6.42
Евро-сибирский	55	3.57
Европейский	55	3.57
Арктомонтанный	3	0.19
Понтическо-древнесредиземноморский	64	4.15
Евро-средиземноморский	33	2.14
Евро-древнесредиземноморский	63	4.08
Евро-средиземноморско-переднеазиатский	65	4.21
Древнесредиземноморский	62	4.02
Средиземноморский	31	2.01
Средиземноморско-переднеазиатский	43	2.79
Восточносредиземноморско-переднеазиатский	23	1.49
Восточносредиземноморский	35	2.27
Ирано-туранский	123	7.99
Переднеазиатский	102	6.62
Туранский	13	0.84
Западнотуранский	3	0.19
Армено-иранский	48	3.11
Иранский	61	3.96
Атропатенский	52	3.37
Североатропатенский	64	4.15
Восточнозакавказско-атропатенский	16	1.038
Атропатено-курдо-загросский	13	0.84
Атропатено-хорасанский	3	0.19
Мегринский	17	1.11
Армено-атропатенский	38	2.46
Армено-атропатено-курдо-загросский	6	0.39
Анатолийско-атропатено-курдо-загросский	6	0.39
Анатолийско-атропатенский	11	0.71
Малоазиатско-малокавказский	20	1.3
Малокавказский	24	1.56
Восточнозакавказский	23	1.49
Кавказский	63	4.08
Малоазиатско-кавказский	26	1.69
Гирканский	12	0.78
Эвксинский	31	2.01
Гиркано-эвксинский	21	1.36
С неустановленным типом ареала	13	0.84

(короче Армено-Атропатено-Загросский) считать провинцией группы Армено-Иранских горных провинций.

К субдревнесредиземноморским видам отнесены евро-древнесредиземноморские и понтическо-древнесредиземноморские виды. Первая группа насчитывает 250 видов (16.4%), вторая — 64 (4.2%). Всего видов, охватывающих все Древнее Средиземье или его участки и участки умеренной Европы или Понтического хориона, 314 (20.54%). Сюда же вошли общекавказские и малоазиатско-кавказские виды — 89 (5.77%). У всех этих видов основные части ареалов все-таки приурочены к северной части Древнего Средиземья, а северные части ареалов в пределах Средней Европы или Понтического хориона менее значительны, а частично являются результатом заносов. Видов умеренных областей Старого и Нового Света во флоре 202 (13.67%). Широко охватывающих и Бореальное, и Древнесредиземноморское подцарства Голарктического царства во флоре 40 видов (2.6%).

Невелика роль и полихорных растений — 34 вида (2.2%). И, наконец, слабее всех представлены виды древнесредиземноморско-палеотропического типа ареала — 20 (1.3%).

Столь пестрый набор геоэлементов отражает ботанико-географическое положение Кавказского перешейка на стыке Древнего Средиземья, Субсредиземья и Евро-Западносибирских флор, наличие здесь широкого диапазона экотопов, столь характерного для сильно пересеченных горных стран, а также сложную историю формирования соприкасающихся на этой территории естественных флор.

Тем не менее флора Мегри, несомненно, древнесредиземноморская, почти на 80% сложенная видами, ограниченными этим субдоминионом или незначительно выходящими за его пределы. При этом почти треть древнесредиземноморских видов (24% всей флоры) составляют армено-иранские виды, что еще раз подтверждает ее принадлежность к армено-иранскому типу флор (Тахтаджян, 1978), формировавшихся автохтонно в тесной взаимосвязи и взаимопроникновении.

Попытаемся в самых общих чертах проследить распределение географических элементов по зональным флороценотипам, представленным в растительности Мегринского р-на.

Ядро флоры фриганоидов составляют типично иранские виды, причем очень существенна роль узкоареальных атропатенских и северо-атропатенских видов. Высок процент ирано-туранского элемента, но эдификаторов и верных видов здесь меньше, чем в иранской группе. Тот небольшой процент средиземноморских, туранских и древнесредиземноморско-палеотропических видов, который имеется во флоре, занимает позиции главным образом во фриганоидах (и реже в шибляке). И эту пеструю картину дополняют древнесредиземноморский элемент и некоторые другие широкоареальные виды.

Не менее пестра картина географического распространения видов шибляка. Здесь преобладают относительно широкоареальные виды, но все они ограничены Древним Средиземьем, с захватом или без захвата умеренной Европы. Лучше других представлены средиземноморско-переднеазиатский, ирано-туранский и восточносредиземноморско-переднеазиатский элементы. Узкоареальные виды более характерны для контактных с фриганоидами группировок, местами содержащих почти в равных пропорциях виды, характерные для фриганоидов и шибляка, не говоря о почти общем для тех и других наборе эфемеров и геофитов. Географическим выражением близости этих флороценотипов является в некоторой степени сходный набор геоэлементов.

В арчевниках лучше других представлены переднеазиатский и средиземноморско-переднеазиатский геоэлементы, менее выражены восточносредиземноморский и гиркано-эвксинский элементы. Преобладают относительно широкоареальные виды, чаще всего не выходящие за пределы евро-средиземноморско-переднеазиатской территории.

Мегринские трагакантники, как и трагакантники других частей Передней Азии, выделяются стенохорностью флоры. Для них очень характерны армено-иранский и малоазиатско-малокавказский элементы, существенна также и роль армено-атропатенских, восточносредиземноморских и атропатенских видов.

Иные соотношения наблюдаются в дубняках и дубово-грабовых лесах. Здесь доминируют евро-сибирский, европейский, эвксинский и гирканский элементы. Ряд видов принадлежит восточнокавказскому, малокавказскому и кавказскому элементам; слабее выражены переднеазиатский и атропатено-курдо-загросский элементы, но зато хорошо представлены североатропатенские виды.

Для альпийской флоры очень характерны кавказский, малоазиатско-кавказский и евро-средиземноморский элементы. Слабее выражены восточносредиземноморский и армено-иранский геоэлементы и совершенно ничтожна роль арктомонтанных видов (вероятно, из-за того, что максимальные высоты не превышают отметки 3000 м над ур. м.).

ЛИТЕРАТУРА

Гвоздецкий И. А. (1954). Карст. М., Географгиз. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Клеопов Ю. Д. (1938). Проект классификации географических элементов для анализа флоры УССР. Журн. Инст. бот. АН УССР, 17. — Лавренко Е. М. (1950). Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. В кн.: Проблемы ботаники, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., изд. ЛГУ. — Davis P. H. (1971). Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 2. Edinburgh.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1980.

SUMMARY

The data of the geographical analysis of the natural flora of Mehri District in Armenian SSR have been reported. The areas of 1547 species of this flora have been classified into 40 types. The species, limited in distribution by the Ancient Mediterranean, among which the Irano-Turanian element is most numerous, are prevailing.

УДК 581.9 (571.50)

В. В. Петровский, Т. М. Заславская (Королева)

К ФЛОРЕ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ РЕКИ КОЛЫМЫ БЛИЗ ЕЕ УСТЬЯ

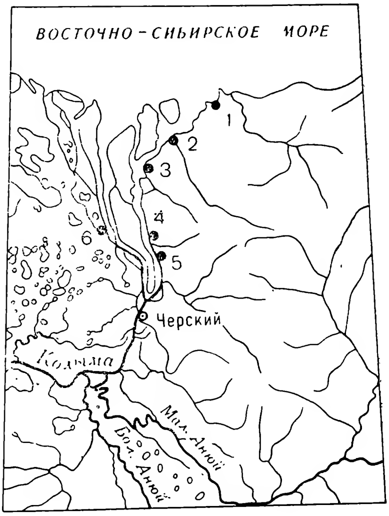
V. V. PETROVSKY, T. M. ZASLAVSKAYA (KOROLEVA).
ON THE FLORA OF THE RIGHT-BANK OF THE KOLYMA RIVER NEAR THE MOUTH

Приводятся списки сосудистых растений двух пунктов, расположенных на правобережье р. Колымы близ ее устья: р. Сухарная — 205 видов и мыс Крутая Дресва — 240 видов. На примере широтного ряда из шести конкретных флор рассматривается изменение видового состава в связи с географическим положением сравниваемых территорий. Обсуждается методика определения широтного типа флор на границе двух флористических областей — Арктической и Бореальной.

В связи с проводимыми Группой растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) исследованиями на Северо-Востоке СССР авторам удалось обследовать в 1978 г. район правобережья р. Колымы между мысом Крутая Дресва и устьем р. Сухарной (правого нижнего притока р. Колымы). Была инвентаризована флора сосудистых растений в окрестностях мыса Крутая Дресва и на территории, примыкающей к устью р. Сухарной. Исследования проводились методом конкретных флор, центры радиальных маршрутов на этих территориях отстоят друг от друга приблизительно на 25 км по линии север—юг. Подобным же методом несколько ранее нами были обследованы флора окрестностей полярной станции Амбарчик (1), расположенной в 25 км к северу от устья р. Сухарной (2); флора окрестностей устья р. Каменушки (4) — в 35 км к югу от мыса Крутая Дресва (3); флора пос. Петушки (5) — в 15 км к югу от устья р. Каменушки, и флора пос. Походск (6), находящегося на левом берегу Походской протоки р. Колымы (см. рисунок).Таким образом, обследованные флоры мыса Крутая Дресва и р. Сухарной составляют как бы два элемента широтного ряда флор, изученных ранее (Петровский, Королева, 1979, 1980), что позволяет провести сравнение всех этих флор.

Изучавшаяся нами территория сложена осадочными породами триасового возраста: песчаниками, алевролитами и сланцами. Преобладающие в районе Крутой Дресвы нижне- и среднетриасовые отложения к северу сменяются верхнетриасовыми. Вся территория, по-видимому, представляет собой древнюю террасу р. Колымы, приподнятую над современным уровнем воды в реке на 5—30 м. Выровненная поверхность этой террасы лишь незначительно расчленена сравнительно молодой сетью водотоков, впадающих непосредственно в р. Колыму или в р. Сухарную. Коренные породы, слагающие террасу, перекрыты незначительными по мощности четвертичными отложениями и обнажаются лишь в береговых обрывах долины р. Колымы. Гидромеханические свойства этих отложений во многом определяют специфический трещиновато-бугорковый микрорельеф, наблюдаемый на большей части изученного района.

Исследования проводились на территории, расположенной между метеостанциями Амбарчик и Нижние Кресты (пос. Черский), многолетние



Картосхема расположения конкретных флор на правобережье р. Колымы.

климатические данные которых мы приводили ранее (Петровский, Королева, 1979).

Растительность изученного района хорошо иллюстрирует значение фактора удаленности от моря даже в пределах небольшой территории (мыс Крутая Дресва расположен приблизительно в 50, а устье р. Сухарной — в 25 км к югу от побережья моря).

Если на плакорных участках в окрестностях Крутой Дресвы преобладают кустарниково-пушицевые (*Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Eriophorum vaginatum*) лишайниково-моховые тундры, то в районе устья р. Сухарной на тех же элементах рельефа господствуют пятнистые кустарничковые мохово-лишайниковые тундры с *Salix sphenophylla*, *Dryas punctata* и пятнистые травяные тундры с *Arctagrostis arundinacea*, *Poa malacantha*, *P. alpigena*, *P. arctica* и многими видами разнотравья.

У подножий южных береговых склонов на Крутой Дресве среди разнотравных группировок встречаются кустарники *Salix anadyrensis*, *S. glauca*, *Betula exilis*, *B. middendorffii*, изредка *Duschekia fruticosa*, тогда как в устье р. Сухарной такие подножья заняты разнотравными группировками с *Veratrum oxysepalum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Aconitum productum*, *Anemone sibirica*, *Chamerion angustifolium*, *Tanacetum boreale*, *Artemisia tilesii* и др.

Низкие участки поймы р. Колымы у Крутой Дресвы заселены осоковыми и пушицевыми группировками с обилием *Carex stans*, *C. rariflora*, *C. lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*, *E. russeolum* и видами рода *Sphagnum*, к которым изредка добавляются кустарники *Betula exilis*, *Chamaedaphne calyculata*, *Salix pulchra*, *Duschekia fruticosa*, а колымская пойма близ устья р. Сухарной представляет собой комплекс преимущественно травяно-моховых группировок, в котором обычно чередуются гигрофильные сообщества (с *Acrtophila fulva*, *Dupontia psilosantha*, *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *Hierochloë pauciflora*, видами рода *Drepanocladus*, *Aulocomnium palustre* и др.) с более мезофильными (*Salix fuscescens*, *Eriophorum polystachyon*, *E. medium*, *Poa alpigena* ssp. *colpodea*, *Calamagrostis deschampsioides*, *C. neglecta*, *Luzula wahlenbergii*, *Senecio atropurpureus*, *Arctagrostis latifolia* и др.).

Ниже приводятся списки сосудистых растений окрестностей мыса Крутая Дресва и устья р. Сухарной (табл. 1).

Даже незначительное расстояние, разделяющее мыс Крутая Дресва и устье р. Сухарной, оказалось достаточным для проявления некоторых флористических особенностей сравниваемых территорий. Во флоре Крутой Дресвы отмечаются бореальные и гипоарктические виды, уже отсутствующие в районе Сухарной и на территориях, расположенных севернее нее, такие как *Equisetum fluviatile*, *Potamogeton berchtoldii*, *P. subsibiricus*, *P. alpinus* ssp. *tenuifolius*, *Hierochloë odorata*, *Agrostis anadyrensis*, *Poa palustris*, *Eleocharis acicularis*, *Juncus brachyspathus*, *Salix schwerinii*, *Betula middendorffii*, *Duschekia fruticosa*, *Chenopodium karoi*,[1] *Moehringia lateri-*

---

[1] Определение этого вида сделано Ю. Д. Гусевым, которому авторы выражают свою благодарность.

ТАБЛИЦА 1

Список сосудистых растений окрестностей мыса Крутая Дресва и устья р. Сухарной

Вид	Крутая Дресва	Сухарная	Долготные группы *	Широтные группы
Woodsia glabella R. Br.	+	—	Ц	ГА-М
W. ilvensis (L.) R. Br.	+	—	Ц	ГА-М
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	—	Ц	А-Б
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	+	—	С-А	ГА-М
Equisetum arvense L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	Ц	ГА
E. fluviatile L.	+	—	Ц	Б
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	+	—	Ц	ГА-М
Lycopodium selago L. ssp. *arcticum* Tolm.	—	+	Ц	А-АЛ
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	+	—	ВС-ЗА	А-Б
Sparganium minimum Wallr.	+	+	Ч-А-Ев	Б
Potamogeton alpinus Balb. ssp. *tenuifolius* (Rafin.) Hult.	+	—	С	Б
P. berchtoldii Fieb.	+	—	Ц	Б
P. subsibiricus Hagstr.	+	—	ВС-А	ГА
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Shult.	+	+	Ц	А-АЛ
H. odorata (L.) Beauv. ssp. *arctica* (C. Presl) Tzvel.	+	—	Ц	А-Б
H. pauciflora R. Br.	—	+	С-А	ГА
Alopecurus alpinus Smith ssp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	+	+	Ц	А-АЛ
A. glaucus Less.	+	—	ВС-А	Б
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	+	+	С-ЗА	ГА-М
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	Ц	А-АЛ
Agrostis anadyrensis Socz.	+	—	ВС-ЗА	ГА
A. vinealis Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	—	+	ВС-ЗА	ГА-М
Calamagrostis deschampsioides Trin.	+	+	Ц	ГА
C. holmii Lange	+	+	С-ЗА	А-АЛ
C. langsdorffii (Link) Trin.	+	—	Ц	А-Б
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	+	—	Ц	ГА-М
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	+	+	Ц	Б
C. purpurascens R. Br.	+	—	ВС-А	ГА
C. purpurea (Trin.) Trin. (=*C. angustifolia* auct.)	+	+	Е-ЗА	А-Б
Deschampsia glauca C. Hartm.	+	—	Ц	А-АЛ
D. obensis Roshev.	—	+	Е	А
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	+	—	Ц	А-Б
Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *litorale* Rupr. ex Roshev.	+	+	С-ЗА	А-АЛ
T. spicatum (L.) K. Richt.	+	+	Ц	А-АЛ
Poa alpigena (Blytt) Lindm. ssp. *alpigena*	+	+	Ц	ГА-М
P. alpigena ssp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	+	+	Ц	А-АЛ
P. arctica R. Br.	+	+	Ц	А-АЛ
P. glauca Vahl	=	+	Ц	ГА-М
P. malacantha Kom.	+	+	Ч-ЗА	А-АЛ
P. palustris L.	+	—	Ц	Б
P. pratensis L.	+	+	Ц	Б
P. tolmatschewii Roshev.	+	—	Ц	А
Dupontia psilosantha Rupr.	+	+	Ц	А
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+	Ц	ГА
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	—	+	Ц	А-АЛ
Puccinellia borealis Swall. s. str.	+	+	ВС-ЗА	А
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. fil.	+	+	Ц	А-АЛ
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.	+	+	Ц	ГА-М
F. rubra L.	+	—	Ц	А-Б
Bromus pumpellianus Scribn.	+	+	С-А	А-Б
Roegneria macroura (Turcz.) Nevski	+	+	С-ЗА	Б
R. villosa V. Vassil.	+	+	ВС	А-АЛ
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	ВС	ГА
Hordeum jubatum L.	+	—	ВС-А	Б
Eriophorum medium Anderss.	—	+	Ц	ГА
E. polystachyon L.	+	+	Ц	А-Б
E. russeolum Fries	+	+	Ц	А-Б
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	Ц	А-АЛ

* Расшифровка условных обозначений групп приведена в табл. 2.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Крутая Дресва	Сухарная	Долготные группы *	Широтные группы
Eriophorum vaginatum L.	+	+	Ц	А-Б
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	+	—	Ц	Б
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	—	Ц	А-АЛ
Carex aquatilis Wahlenb.	+	—	Ц	Б
C. appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük.	+	+	С	Б
C. chordorrhiza Ehrh.	+	+	Ц	А-Б
C. glareosa Wahlenb.	—	+	Ц	ГА
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	—	С-А	ГА-М
C. lugens H. T. Holm	+	+	ВС-ЗА	ГА
C. marina Dew.	—	+	Ц	А-АЛ
C. obtusata Liljebl.	+	—	Е-ЗА	А-Б
C. pediformis C. A. Mey.	+	—	ВС	А-Б
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	+	+	Ц	А-АЛ
C. rotundata Wahlenb.	+	—	Ц	ГА-М
C. rupestris All.	+	—	Ц	А-АЛ
C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	С-А	ГА-М
C. stans Drej.	+	+	Ц	А-АЛ
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	—	+	Ц	А
C. supina Wahlenb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	+	—	ВС-А	ГА
C. tripartita All.	+	+	Ц	А-АЛ
C. vaginata Tausch	+	—	С-А	ГА-М
C. williamsii Britt.	+	—	С-А	А-АЛ
Juncus biglumis L.	+	+	Ц	А-АЛ
J. brachyspathus Maxim.	+	—	С	Б
Luzula confusa Lindeb.	+	+	Ц	А-АЛ
L. multiflora (Retz.) Lej. ssp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.	+	+	ВС-ЗА	А-Б
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	Ц	А-АЛ
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	+	+	С-ЗА	А-АЛ
L. wahlenbergii Rupr.	+	+	Ц	ГА
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	ВС-ЗА	А-Б
Allium schoenoprasum L.	+	+	Ц	А-Б
A. strictum Schrad.	+	—	С	А—Б
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	—	+	С-ЗА	А-АЛ
Iris setosa Pall. ex Link	—	+	Ч-ЗА	Б
Salix alaxensis Cov.	—	+	ВС-А	ГА-М
S. anadyrensis Flod.	+	+	Ч-ЗА	ГА
S. boganidensis Trautv.	+	+	ВС	ГА
S. fuscescens Anderss.	+	+	С-А	А-Б
S. glauca L. s. str.	+	+	Ц	ГА-М
S. hastata L.	+	+	Е-ЗА	А-Б
S. krylovii E. Wolf	+	+	ВС	ГА-М
S. lanata L. ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	+	ВС-А	ГА
S. polaris Wahlenb.	—	+	Е-ЗА	А-АЛ
S. pulchra Cham.	+	+	С-ЗА	ГА
S. reptans Rupr.	+	+	Е	А-АЛ
S. reticulata L.	+	+	Ц	А-АЛ
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	ВС	ГА-М
S. schwerinii E. Wolf	+	—	ВС	Б
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	ВС-ЗА	А-АЛ
Betula exilis Sukacz.	+	+	ВС-ЗА	А-Б
B. middendorffii Trautv. et Mey.	+	—	ВС	Б
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar	+	—	Е-ЗА	А-Б
Oxyria digyna (L.) Hill	+	+	Ц	А-АЛ
Rumex arcticus Trautv.	+	+	Е-ЗА	ГА
R. graminifolius Lamb. var. *graminifolius*	+	+	Е	ГА-М
R. graminifolius var. *subspathulata* (Trautv.) Tolm.	+	—	С	ГА
R. sibiricus Hult.	+	+	ВС-ЗА	ГА
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	ВС-ЗА	А-АЛ
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	ВС	ГА
P. viviparum L.	+	+	Ц	А-АЛ
Chenopodium karoi (J. Murr) Aell.	+	—	ВС	Б
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	ВС	А-АЛ
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	С-А	ГА

Вид	Крутая Дресва	Сухарная	Долготные группы *	Широтные группы
Stellaria crassifolia Ehrh.	+	+	Ц	А-Б
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s.str.	+	+	Е-ЗА	С-А
C. jenisejense Hult.	+	+		ГА-М
C. maximum L.	+	+	С-ЗА	А-Б
Sagina intermedia Fenzl	+	+	Ц	А-АЛ
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	+	—	Ц	А-АЛ
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	С-ЗА	А-АЛ
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	+	+	Ч-ЗА	А-АЛ
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	Ц	А-АЛ
Arenaria tschuktchorum Regel	+	+	Ч	ГА
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	+	—	Ц	А-Б
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil	+	+	ВС-ЗА	ГА
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	+	+	Ц	А-АЛ
Dianthus repens Willd.	+	+	С-ЗА	ГА
Caltha arctica R. Br.	+	—	С-ЗА	А
Delphinium middendorffii Trautv.	+	+	С	ГА-М
Aconitum productum Reichenb.	+	+	ВС	ГА
Anemone richardsonii Hook.	+	+	ВС-А	ГА
A. sibirica L.	—	+	ВС-ЗА	А-АЛ
Pulsatilla nuttaliana (DC.) Bercht. et Presl ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aichele et Schwegler	+	—	Ч-ЗА	А-Б
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	+	—	Ц	А-АЛ
Ranunculus affinis R. Br.	+	+	Ц	А-АЛ
R. gmelinii DC.	+	+	Ц	А-Б
R. lapponicus L.	+	—	Ц	А-Б
R. nivalis L.	+	+	Ц	А-АЛ
R. pallasii Schlecht.	+	+	Ц	А
R. pygmaeus Wahlenb.	+	+	Ц	А-АЛ
R. repens L.	+	—	Е	Б
R. reptans L.	+	—	Ц	А-Б
R. turneri Greene ssp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm.	+	+	ВС	ГА
Papaver anjuicum Tolm.	+	+	Ч	А
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	—	+	Ч	А-АЛ
Eutrema edwardsii R. Br.	—	+	Ц	А-АЛ
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	+	+	С-ЗА	ГА
Erysimum hieracifolium L. s. l.	—	+	Е	Б
E. pallasii (Pursh) Fern.	+	+	С-А	ГА
Barbarea orthoceras Ledeb.	+	+	ВС-А	Б
Rorippa palustris (L.) Bess.	+	—	Ц	Б
Cardamine bellidifolia L.	+	+	Ц	А-АЛ
C. pratensis L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	+	+	Ц	ГА
Arabis umbrosa Turcz.	+	+	ВС-ЗА	ГА-М
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	Е-ЗА	А-АЛ
Draba cinerea Adams	+	+	Ц	ГА-М
D. fladnizensis Wulf.	+	—	Ц	А-АЛ
D. hirta L.	+	+	Ц	ГА-М
D. juvenilis Kom.	+	+	ВС	ГА
D. nivalis Liljebl.	+	+	Ц	А-АЛ
D. parvisiliquosa Tolm.	—	+	ВС	А-АЛ
D. pseudopilosa Pohle	—	+	ВС-ЗА	А
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.	—	+	Ц	А
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.	+	+	Ч-ЗА	ГА-М
Sedum purpureum (L.) Schult.	+	—	ВС	Б
Saxifraga cernua L. s. l.	+	+	Ц	А-АЛ
S. foliolosa R. Br.	+	+	Ц	А-АЛ
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	Ч-ЗА	А-АЛ
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	+	+	Ц	А-АЛ
S. hyperborea R. Br. s. str.	+	+	Ц	А-АЛ
S. nelsoniana D. Don s. str.	+	+	ВС-ЗА	А-АЛ
S. nivalis L.	+	+	Ц	А-АЛ
S. radiata Small (=*S. exilis* Steph. ex Sternb.)	+	+	ВС-ЗА	ГА
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries	—	+	Ч-А-Е	А

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Крутая Дресва	Сухарная	Долготные группы *	Широтные группы
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	Ч-А	А
Ribes triste Pall.	+	—	ВС-А	А-Б
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	+	—	Ч-ЗА	ГА-М
Rubus chamaemorus L.	+	+	Ц	А-Б
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	—	+	Ц	А-Б
Comarum palustre L.	+	+	Ц	А-Б
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	+	+	ВС-ЗА	А-Б
P. chamissonis Hult.	+	—	Ч-А-Ев	А
P. crebridens Juz.	+	+	ВС	ГА-М
P. stipularis L.	+	+	С-А	ГА-М
P. uniflora Ledeb.	+	+	ВС	А-АЛ
Dryas punctata Juz.	+	+	Е-ЗА	А-АЛ
Sanguisorba officinalis L.	—	+	Е-ЗА	А-Б
Rosa acicularis Lindl.	+	—	Ц	А-Б
Astragalus alpinus L.	+	+	Е-ЗА	А-АЛ
A. frigidus (L.) A. Gray	—	+	Е	ГА-М
A. kolymensis Jurtz.	+	—	Ч	ГА
Oxytropis ochotensis Bunge	+	—	Ч	ГА
O. czukotica Jurtz.	+	+	Ч	А-АЛ
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.	+	+	Е-ЗА	А
Lathyrus pilosus Cham.	—	+	Ц	Б
Vicia macrantha Jurtz.	+	+	ВС	ГА
Callitriche hermaphroditica L.	+	—	Ч-А-Ев	Б
C. palustris L.	+	—	Ч-А-Ев	Б
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	Е-ЗА	А-Б
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	+	—	Ц	ГА-М
E. palustre L.	+	+	Ц	А-Б
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	Ц	А-Б
Ch. latifolium (L.) Holub	+	+	С-А	ГА-М
Myriophyllum verticillatum L.	+	—	Ц	Б
Hippuris vulgaris L.	+	+	Ц	А-Б
Cicuta virosa L.	+	—	Е	Б
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	+	—	ВС-ЗА	А-Б
Pyrola grandiflora Radius	+	+	Ц	ГА
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	С-А	А-Б
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	С-А	ГА-М
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	Ц	А-АЛ
Andromeda polifolia L.	+	—	Ц	А-Б
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	+	—	Ц	Б
Arctous alpina (L.) Niedenzu	+	+	Ц	ГА-М
Vaccinium vitis-idaea L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	Ц	ГА-М
V. uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange	+	+	Ц	ГА-М
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	—	+	ВС-ЗА	А-АЛ
Androsace chamaejasme Wulf. ssp. *arctisibirica* Korobkov	—	+	С-ЗА	А
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	Ч-ЗА	А-АЛ
A. septentrionalis L.	+	+	Ц	А-Б
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	—	+	ВС-ЗА	А-АЛ
Menyanthes trifoliata L.	+	—	Ц	Б
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	Е-ЗА	ГА-М
P. boreale Adams	+	+	Е-ЗА	ГА-М
Phlox sibirica L.	+	—	Ч	Б
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	+	+	Е-ЗА	ГА-М
Dracocephalum palmatum Steph.	+	—	ВС	ГА
Thymus oxyodontus Klok.	+	—	Ч	ГА
Castilleja pallida (L.) Spreng.	+	+	Е-ЗА	А-Б
Pedicularis adamsii Hult.	+	+	ВС	А-АЛ
P. amoena Adams ex Stev.	+	—	С	А-АЛ
P. labradorica Wirsing	+	+	С-А	А-Б
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	—	+	Ч-А	А-АЛ
P. lapponica L.	+	+	Ц	ГА-М
P. oederi Vahl	—	+	Е-ЗА	А-АЛ
P. pennellii Hult.	—	+	С-ЗА	ГА
P. sceptrum-carolinum L.	+	+	Е	Б
P. sudetica Willd. ssp. *albolabiata* Hult.	+	+	ВС-А	А
P. sudetica ssp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky	+	—	Ч	ГА

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Крутая Дресва	Сухарная	Долготные группы *	Широтные группы
Pedicularis sudetica ssp. *interioroides* Hult.	+	+	ВС-А	А-АЛ
Utricularia vulgaris L.	+	—	Ч-А	Б
Galium verum L.	+	+	Е	А-Б
G. trifidum L. s. l.	+	—	Ч-А-Ев	Б
Linnaea borealis L.	+	—	Е-ЗА	А-Б
Adoxa moschatellina L.	+	+	Ц	Б
Valeriana capitata Pall. ex Link	+	+	Е-ЗА	ГА-М
Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey.	+	—	ВС	А-Б
Aster sibiricus L. s. l.	—	+	Е-ЗА	А-Б
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	ВС-А	А-АЛ
Matricaria phaeocephala (Rupr.) Stefánss.	+	+	Ц	А
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	+	+	С	Б
Artemisia arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov	+	+	Ч-ЗА	А-АЛ
A. borealis Pall.	—	+	С-А	ГА-М
A. furcata Bieb.	+	+	ВС	А-АЛ
A. kruhsiana Bess. s. str.	+	+	Ч	ГА
A. tilesii Ledeb.	+	+	С-А	А-АЛ
Nardosmia frigida (L.) Hook.	+	+	Е-ЗА	А-Б
N. gmelinii Turcz. ex DC.	+	+	С	ГА-М
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	Ч-ЗА	А-АЛ
A. iljinii (Maguire) Iljin	+	+	С	ГА
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	+	+	С-ЗА	А-АЛ
S. congestus (R. Br.) DC.	+	+	С-А	ГА
S. resedifolius Less.	—	+	С-А	А-АЛ
S. tundricola Tolm.	+	+	С-ЗА	А-АЛ
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	+	ВС	А-АЛ
Taraxacum alascanum Rydb.	—	+	Ч-ЗА	А-АЛ
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l.	+	+	Ц	А-АЛ
T. sibiricum Dahlst.	—	+	ВС-ЗА	А-АЛ
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	+	С	А-АЛ
C. nana Richards.	—	+	ВС-А	А-АЛ

flora, *Ranunculus repens*, *R. reptans*, *Sedum purpureum*, *Ribes triste*, *Cicuta virosa*, *Chamaedaphne calyculata*, *Linnaea borealis*, *Campanula langsdorffiana*. Таким образом, северный предел распространения перечисленных выше видов проходит на этом небольшом по протяженности участке. Во флоре Сухарной мы находим такие отсутствующие в районе Крутой Дресвы виды, как *Hierochloë pauciflora*, *Deschampsia obensis*, *Phippsia algida*, *Carex glareosa*, *C. marina*, *C. subspathacea*, *Salix polaris*, *Minuartia biflora*, *Eutrema edwardsii*, *Draba pseudopilosa*, *Cochlearia arctica*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Pedicularis pennellii*, *Taraxacum alascanum*, *T. sibiricum*. Для большей части из них здесь проходит южная граница ареала: южнее устья р. Сухарной по р. Колыме неизвестны такие приморские арктические виды, как *Carex glareosa*, *C. subspathacea*, *Cochlearia arctica*, *Pedicularis pennellii*. Другие из перечисленных видов если и встречаются южнее, то только в специфических горных местообитаниях — такой тип распространения характерен для арктоальпийцев *Salix polaris*, *Minuartia biflora*, *Eutrema edwardsii*, *Draba pseudopilosa* и др. Некоторые различия в составе двух сравниваемых флор могут быть объяснены отсутствием (или наличием) определенных типов экотопов. Тот факт, что во флоре Сухарной не обнаружены *Woodsia ilvensis*, *Cystopteris fragilis*, *Calamagrostis purpurascens*, *Festuca auriculata*, *Carex obtusata*, *Pulsatilla multifida*, *Dracocephalum palmatum* и некоторые другие виды, встречающиеся севернее — в районе Амбарчика, можно объяснить только отсутствием здесь соответствующих местообитаний — защищенных с севера, хорошо прогреваемых щебнистых склонов. По-видимому, большее разнообразие экотопов в окрестностях Крутой Дресвы и определило заметное обогащение местной флоры по сравнению с флорой Сухарной.

Видовой состав и сравнительная бедность обеих флор отражают их равнинный характер и сближают их с флорами других близлежащих территорий, в частности с флорой окрестностей пос. Походск. В то же время флоры Крутой Дресвы и Сухарной заметно отличаются от флор смежных районов — Амбарчика и Петушков, относящихся к равнинно-горному типу. Обе последние флоры заметно богаче двух первых, в частности и за счет большого числа горных видов, характерных для Западной Чукотки и северо-восточной Якутии.

Соотношения долготно-географических элементов (табл. 2) иллюстрируют значительное сходство большинства флор, их несомненную однородность, несмотря на то что флора окрестностей Походска несколько выпадает из этого ряда ввиду полного отсутствия в ней видов чукотско-американской и чукотско-американо-европейской групп, а также очень незначительного процента чукотских видов. Вместе с тем данные табл. 2 указывают на определенную зависимость соотношения долготных элементов от рельефа: во флорах равнинных территорий заметно преобладают виды с более широким распространением — циркумполярные, евразиатско-западноамериканские, восточносибирско-американские. В то же время флоры территорий с более расчлененным рельефом включают большое число ограниченно распространенных горных восточносибирских и чукотских видов. Именно эта особенность и отличает горно-долинные флоры Западной Чукотки от равнинных флор Колымской низменности и близлежащих побережий Восточно-Сибирского моря. Вследствие своего географического положения флоры устья р. Сухарной и мыса Крутая Дресва представляют собой как бы промежуточное звено между характерными флорами чукотского типа и мало специфическими флорами северо-восточной Якутии, почти не имеющими дифференциальных видов (ср.: Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978; Петровский, Королева, 1979). Наличие хотя и небольшого числа дифференциальных видов (*Leymus interior*, *Selaginella sibirica*, *Carex williamsii*, *Minuartia obtusiloba*, *Arenariat schuktschorum*, *Papaver anjuicum*, *P. paucistaminum*, *Rhodiola atropurpurea*, *Potentilla chamissonis*, *Astragalus kolymensis*, *A. schelichowii*, *Oxytropis ochotensis*, *Androsace ochotensis*, *Arnica frigida*, *Artemisia kruhsiana*) дает основание отнести две исследованные нами флоры к группе западночукотских флор.

Имея широтный ряд флор, мы можем теперь с большей точностью (ср. Петровский, Королева, 1979,1980) определить широтное положение каждой флоры этого ряда, основываясь на сравнении конкретных соотношений широтно-географических групп (табл. 2). Анализ этих соотношений представляется тем более интересным, что рассматриваемый ряд флор располагается вблизи такого крупного биогеографического рубежа, как граница между двумя флористическими областями — Арктической и Бореальной. Нам уже приходилось обращать внимание на причины сравнительной бедности конкретных флор на границе двух этих областей (Петровский, Ребристая, 1965). И в районе дельты р. Колымы основной причиной обедненности флор является отсутствие большого числа бореальных и арктических видов, ареалы которых ограничены более низкими или более высокими широтами. Само же отсутствие видов, естественно, вызвано прежде всего климатическими причинами.

Рассматривая и сравнивая конкретные флоры территорий, расположенных на рубеже двух флористических областей, мы неизбежно сталкиваемся с проблемой отнесения каждой из флор к определенному широтному типу. А. И. Толмачев (1970) указывал на необходимость осторожного подхода к оценке количественных соотношений в таких «пограничных» флорах. И, действительно, сравнивая соотношения широтно-географических групп (табл. 2) в шести конкретных флорах дельты р. Колымы, мы можем констатировать, что традиционный арифметический подход не дает четкого широтного разграничения рассматриваемых флор, хотя прекрасно иллюстрирует заметное изменение состава флор на небольшой территории в направлении с севера на юг.

ТАБЛИЦА 2. Соотношение географических элементов во флорах дельты реки Колымы

Долготные и широтные географические фракции и группы	Условные обозначения групп	Амбарчик		Сухарная		Крутая Дресва		Каменушка		Петушки		Походск	
		число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Долготные													
I. Циркумполярная фракция		**103**	**37.6**	78	38.0	98	**40.8**	**97**	**36.6**	**123**	**41.8**	**106**	**53.8**
1. Циркумполярная группа (включая почти циркумполярные виды)	Ц	103	37.6	78	38.0	98	40.8	97	36.6	117	39.8	103	52.3
2. Евразиатско-американская группа	Е-А	—	—	—	—	—	—	—	—	6	2.0	3	1.5
II. Евразиатская фракция		58	**21.2**	35	**17.1**	**54**	**22.5**	**65**	**24.4**	**67**	**22.7**	**30**	**15.2**
3. Евразиатская группа	Н	12	4.4	7	3.4	6	2.5	16	6.0	11	3.7	7	3.6
4. Сибирская группа	С	9	3.3	6	2.9	16	6.7	12	4.5	10	3.4	6	3.0
5. Восточносибирская группа	ВС	26	9.5	17	8.3	23	9.6	26	9.8	36	12.2	14	7.1
6. Чукотская группа (включая чукотско-охотские виды)	Ч	11	4.0	5	2.4	9	3.7	11	4.1	8	2.7	2	1.0
7. Евразиатско-восточноамериканская группа	Е-ВА	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0.7	1	0.5
III. Преимущественно евразиатская фракция		**34**	**12.4**	**35**	**17.1**	**28**	**11.7**	**34**	**12.9**	**41**	**14.0**	**24**	**12.2**
8. Сибирско-западноамериканская группа	С-ЗА	18	6,6	17	8.3	12	5.0	15	5.7	19	6.5	10	5.1
9. Евразиатско-западноамериканская группа	Е-ЗА	16	5.8	18	8.7	16	6.7	19	7.1	22	7.5	14	7.1
IV. Преимущественно американская фракция		**19**	**6.9**	**18**	**6.3**	**29**	**7.9**	**18**	**6.8**	**17**	**5.8**	**13**	**6.6**
10. Чукотско-американская группа	Ч-А	8	1.9	2	1.0	2	0.8	2	0.7	1	0.3	—	—
11. Восточносибирско-американская группа	ВС-А	7	2.5	9	4.3	12	5.0	10	3.8	14	4.8	13	6.6
12. Чукотско-американо-европейская группа	Ч-А-Е	4	1.5	2	1.0	5	2.1	6	2.3	2	0.7	—	—
V. Амфиберингийская фракция		**57**	**20.8**	**44**	**21.5**	**41**	**17.1**	**51**	**19.3**	**46**	**15.7**	**24**	**12.2**
13. Чукотско-западноамериканская группа	Ч-ЗА	18	6.5	10	4.9	9	3.7	9	3.4	4	1.4	1	0.5
14. Восточносибирско-западноамериканская группа	ВС-ЗА	24	8.8	19	9.3	16	6.7	23	8.7	30	10.2	13	6.6
15. Сибирско-американская группа	С-А	14	5.5	15	7.3	16	6.7	19	7.2	12	4.1	10	5.1
VI. Амфиокеаническая фракция и группа	А-О	**3**	**1.1**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего		274 *		205		240		265		294 *		197	
Широтные													
I. Арктическая фракция		**143**	**52.4**	**95**	**46.4**	**81**	**33.8**	**90**	**34.0**	**105**	**35.7**	**53**	**26.9**
1. Арктическая группа	А	41	15.0	15	7.3	12	5.0	13	4.9	23	7.8	15	7.6
2. Арктоальпийская группа	А-АЛ	102	37.4	80	39.1	69	28.8	77	29.1	82	27.9	38	19.3
II. Гипоарктическая фракция		**80**	**29.4**	**68**	**33.2**	**79**	**32.9**	**77**	**29.1**	**83**	**28.2**	**65**	**33.0**
3. Гипоарктическая группа	ГА	47	17.4	36	17.6	41	17.1	40	15.0	35	11.9	33	16.8
4. Гипоаркто-монтанная группа	ГА-М	33	12.0	32	15.6	38	15.8	37	14.1	48	16.3	32	16.2
III. Бореальная фракция		**51**	**18.2**	**42**	**20.5**	**80**	**33.3**	**98**	**36.9**	**106**	**36.1**	**79**	**40.1**
5. Аркто-бореальная группа (включая аркто-бореально-монтанные виды)	А-Б	40	14.2	30	14.6	47	19.6	56	21.1	51	17.4	38	19.3
6. Бореальная группа	Б	11	4.0	12	5.9	33	13.7	42	15.8	55	18.7	41	20.8
Всего		274 *		205		240		265		294 *		197	

* Приводятся несколько скорректированные данные, опубликованные ранее (Петровский, Королева, 1979).

В практике флористических исследований в северных районах СССР мы чаще всего встречались со случаями очевидного преобладания в конкретных флорах какой-либо одной широтной фракции.[2] Подобная флора несомненно определяется как арктическая или бореальная. Значительно сложнее случаи, когда рассматриваются флоры переходного гипоарктического типа, такие как исследованные нами конкретные флоры северо-восточной Якутии. Здесь только флора Амбарчика может быть определена как флора арктического типа. Уже во флоре Сухарной мы не отмечаем очевидного преобладания одной из групп. Что касается флоры Крутой Дресвы, то она будучи в основном равнинной представляет собой почти идеальную модель гипоарктической флоры, где приблизительно в равной пропорции представлены арктические, гипоарктические и бореальные элементы. Определение широтных «координат» такой флоры не составляет особого труда. Флоры района Каменушки и окрестностей пос. Петушки являются равнинно-горными. Приблизительно равное соотношение видов арктической и бореальной фракций свидетельствует о переходном характере этих флор. Меньшая роль гипоарктической фракции в обеих флорах объясняется наличием горного рельефа в районе Каменушки, где на возвышенностях возрастает количество арктоальпийцев и арктических видов, а в долинах начинают заметно преобладать бореальные виды. Таким образом, флоры Каменушки и Петушков можно рассматривать как варианты равнинно-горной гипоарктической флоры. Совершенно иной случай представляют собой флоры р. Сухарной и окрестностей пос. Походск, в которых выявленные соотношения географических элементов (с точки зрения существующей методики) не могут считаться бесспорным аргументом для отнесения каждой из флор к определенному широтному типу. Для уточнения широтных координат этих флор требуется более тщательный анализ состава гипоарктической фракции видов. Поскольку в нашем случае гипоаркто-монтанная группа включает виды, ареалы которых большей частью располагаются в пределах лесной области (хотя и в северной ее части), то в широтном плане она несомненно тяготеет к бореальной фракции и при необходимости альтернативного решения (бореальный или арктический) почти все виды этой группы будут включены в бореальную фракцию. Что касается гипоарктической группы, то они могут быть подразделены на две подгруппы: 1) собственно гипоарктическую, объединяющую виды, ареалы которых примерно в равной степени размещены в тундровой и лесной зонах; 2) арктическо-гипоарктическую, к которой относятся таксоны, распространенные главным образом на тундровых территориях и лишь заходящие в лесную зону. Соответственно виды второй подгруппы примыкают к арктической фракции флоры и при определении соотношений, естественно, могут быть учтены в составе этой фракции.

Проанализировав подобным образом флоры исследованных нами территорий, можно сделать следующие заключения. Во флоре Сухарной гипоарктическая группа более чем наполовину (19 из 36) представлена арктическо-гипоарктическими видами. Объединенная арктическая фракция после включения в нее этих видов составит более 55% всей флоры. Такую флору мы можем отнести к южному варианту арктических флор.

Отсутствие абсолютного преобладания арктической или бореальной фракции прежде рассматривалось нами как признак флоры гипоарктического типа (Петровский, Королева, 1979). Очевидно, это положение не может считаться универсальным. Более целесообразно установить определенный диапазон соотношений элементов, характеризующих каждый широтный тип флоры. Мы считаем, что преимущество одной фракции, выражающееся в 10% и более, служит достаточным основанием для определения типа флоры. В таком случае флора, в которой после расчленения гипоарктической фракции соотношение арктической фракции с остальными окажется 55 : 45, будет отнесена к арктическому типу. Флоры с меньшим соотношением (от 54 : 46 до 46 : 54) должны быть отнесены к гипоарктическому типу, и флоры, в которых бореальная фракция (вместе с гипоаркто-монтанной группой) составляет 55% и более, соответственно определяются как флоры бореальные.

---

[2] Фракцией в данном случае называется часть флоры, включающая все виды, относящиеся к определенному географическому элементу: арктическому, гипоарктическому или бореальному.

При анализе флоры Походска выявилось, что включение группы гипоаркто-монтанных видов в состав бореальной фракции дает заметный перевес этой фракции (56% против 44) и соответственно флора этой территории может быть отнесена к бореальному типу. Эта флора в силу географического положения территории чрезвычайно обеднена и представляет собой крайне северный равнинный вариант флор бореального типа. Примечательно, что Походск расположен севернее границы леса, в то время как в районе р. Каменушки лесные сообщества занимают около половины территории. Это еще раз иллюстрирует положение о том, что флористические рубежи не обязательно должны совпадать с геоботаническими или иными биогеографическими границами.

Проведенный нами анализ нескольких флор северо-востока Якутии стал возможен благодаря наличию разработанной и уже неоднократно апробированной системы географических элементов для флоры Чукотки (Юрцев и др., 1979). На этой основе представилась возможность проверить некоторые методические приемы. Предложенный нами прием предварительного определения широтного типа флор у границы арктической и бореальной областей не претендует на универсальность. Это сугубо эмпирический прием, использование которого оправдано лишь не ограниченной территории. Обращаясь к этому методу, мы исходим из положения, что все конкретные флоры на этой территории, в которых ни одна из фракций не включает 55% видов, относятся к типу переходных гипоарктических флор. Подчеркивая предварительный характер такого решения, мы считаем, что окончательное определение типа флоры в таких случаях должно проводиться на основе тщательного анализа состава гипоарктической фракции флоры.

Рассматривая в целом флористическую ситуацию в районе, включающем дельту р. Колымы и примыкающее к ней правобережье, мы можем констатировать, что эта территория представляет собой полосу контакта флористических комплексов Арктической и Бореальной областей. Изученная нами серия конкретных флор наглядно иллюстрирует непрерывное изменение соотношений географических элементов, отражающее более общую закономерность смены флористических комплексов разных областей. Нам представляется, что изучение аналогичных ситуаций в других регионах будет способствовать выяснению таких закономерностей.

Авторы благодарны Б. А. Юрцеву за просмотр рукописи и конструктивные замечания, высказанные при совместном обсуждении.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В., Королева Т. М. (1979). К флоре дельты р. Колымы. Бот. ж., 64. 1. — Петровский В. В., Королева Т. М. (1980). К флоре побережий Восточно-Сибирского моря. Бот. ж., 65, 1. — Петровский В. В., Ребристая О. В. (1965). К характеристике флоры восточно-европейской лесотундры. Бот. ж., 50, 7. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., Наука. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. I и II. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5, 6. — Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. (1978). Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1980.

SUMMARY

A comparison of the latitudinal series of the elementary (sensu A. I. Tolmatchev) floras in the Kolyma River delta shows the gradual change in number, specific composition, and correlation of the geographical elements already in the interval of 15—25 km. The authors propose to establish the range of correlations of the geographical elements for each latitudinal type of the flora. The Arctic type has a correlation of arctic and boreal species > 54 : 46, the hypoarctic type — from 54 : 46 up to 46 : 54, and the boreal type — < 46 : 54, respectively. The series of the six floras studied illustrates the character of changes of floristic complexes of Arctic and Boreal floristic regions.

УДК 581.132

В. Г. Карманов, Г. А. Одуманова-Дунаева

О РОЛИ ФОТОСИНТЕЗА В ПРЕРЫВАНИИ СВЕТОМ ТЕМНОВЫХ ПРОЦЕССОВ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ

V. G. KARMANOV, G. A. ODUMANOVA-DUNAYEVA. ON THE ROLE OF PHOTOSYNTHESIS IN THE LIGHT INTERRUPTION OF DARK PROCESSES OF PHOTOPERIODICAL REACTION IN PLANTS

Исследовано действие световых разрывов ночи на фотопериодическую реакцию короткодневного по цветению растения *Perilla ocymoides* и длиннодневного по вегетативному размножению *Kalanchoe daigremontiana* в физиологическом аспекте. При непрерывной регистрации показателей фотосинтеза, водного и температурного режимов обнаружена повышенная физиологическая активность растений в период световых разрывов середины ночи: интенсивность фотосинтеза и скорость движения жидкости по стеблю при разрыве 9-часовой ночи у периллы масличной на шестом часу может быть на 30—40% выше, чем при разрыве ночи на третьем часу. У периллы масличной исключение атмосферной CO_2 в период световых разрывов ночи усиливает их ингибирующее действие, у каланхое световой разрыв ночи в безуглекислотной атмосфере утрачивает свое стимулирующее влияние. При исключении атмосферной CO_2 в течение всей прерванной светом ночи перилла зацветает раньше, а процесс вегетативного размножения у каланхое подавляется в меньшей степени, чем при исключении CO_2 только в период светового разрыва. При увеличении облученности в период световых разрывов ночи цветение периллы масличной подавляется в большей степени. Предполагается взаимодействие систем фотосинтеза и фитохрома через фотохимические реакции фотосинтеза, ответственные за образование активных восстановителей, регулирующих деятельность фитохромного аппарата.

Прерывание темнового периода суток кратковременными интервалами света является одним из классических методов регулирования фотопериодической реакции, демонстрирующих активность системы фитохрома. Степень регулирующего действия световых разрывов (задержка реакции у короткодневных видов и ускорение у длиннодневных) зависит от времени прерывания темновой фазы фотопериода. Наиболее эффективно прерывание середины ночи, слабое действие оказывают разрывы первых часов ночного периода и последних, если ночь достаточно длинна (Borthwick et al., 1948, 1952; Бюннинг, 1961; Salisbury, 1963, и др.).

Несмотря на постулат о непричастности реакций фотосинтеза к эффектам фотоморфогенеза (Mohr, 1964, и др.), у ряда исследователей уже давно сложилось представление о взаимодействии системы фотосинтеза и фотоморфогенеза, возникшее на основе прямых экспериментальных данных (Bergfeld, 1964, 1965; Воскресенская, 1965; Cumming, 1969; Mumford, Jenner, 1971; Одуманова-Дунаева, 1972, 1977; Мошков и др., 1973; Аксенова и др., 1973). В немногочисленных исследованиях влияния фотосинтеза в период светового разрыва ночи на темпы генеративного развития фотопериодически активных растений фотосинтетическая ассимиляция CO_2 не измерялась, а подавлялась исключением атмосферной углекислоты. Было показано, что разрыв середины ночи в отсутствие углекислоты не влияет на сроки зацветания длиннодневного растения *Brassica carinata* (Одуманова-Дунаева, 1972) и ослабляет свое влияние на развитие короткодневного растения *Xanthium pensilvanicum* (Bassi et al., 1975). В то же время прерывание середины ночи светом блокирует цветение короткодневного растения *Perilla ocymoides* L. независимо от присутствия атмосферной углекислоты в период светового разрыва (Одуманова-Дунаева, 1972; Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972).

Настоящая работа посвящена физиологическому аспекту действия световых разрывов ночи на фотопериодическую реакцию цветения периллы масличной *Perilla ocymoides* и длиннодневную фотопериодическую реакцию вегетативного размножения каланхое *Kalanchoe daigremontiana* (Hamet. et Perr.) Jacobson (=*Bryophyllum daigremontianum* (Hamet et Perr.) Berger). Для этой цели схема опытов была расширена. Наряду с исследованием сильно действующих разрывов середины ночи были предусмотрены варианты с прерыванием начала 9—10-часовой ночи у периллы масличной, в которых задержка генеративного органогенеза могла быть оценена количественно. В период световых разрывов ночи были измерены показатели фотосинтеза, водного и температурного режимов растений. Проведены наблюдения за фотопериодической реакцией растений в зависимости от интенсивности прерывающего ночь света и от присутствия атмосферной углекислоты как во время световых разрывов, так и во время всей прерванной светом ночи.

Материал и методика

Растения для опытов около месяца культивировали в горшечной или водной культуре. Выращивание периллы масличной проводили при непрерывном освещении люминесцентными лампами ЛБ-40 (25—30 Вт/м^2) или лампами ДРЛФ-400 (110—115 Вт/м^2), исключающем зацветание растений. Каланхое выращивали при освещении лампами накаливания ЗН-7 (250—300 Вт/м^2) в условиях 10-часового дня, препятствующего образованию листовых почек для вегетативного размножения.

Для проведения опытов листья или целые растения заключали в стеклянные камеры (Мошков и др., 1969; Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972, 1973) или в камеры из органического стекла, через которые с объемной скоростью 30 л/ч циркулировал обычный воздух или воздух, лишенный CO_2. Непрерывную регистрацию углекислотного газообмена проводили с помощью инфракрасного газоанализатора ОА-5501. Скорость движения жидкости по стеблю, температуру листьев и воздуха в камерах измеряли с помощью полупроводниковых датчиков конструкции В. Г. Карманова (1969).

О видимом фотосинтезе в период 10-минутного светового разрыва судили по измерению переходного процесса при включении света с помощью непрерывной регистрации концентрации CO_2 на выходе камеры. Расчет интенсивности фотосинтеза в период световых разрывов ночи (в мг CO_2/ч на растение) производили на основе уравнения баланса углекислоты в камере с учетом начальной концентрации CO_2 и максимального ее падения по окончании разрыва, инерционности газового тракта системы, индукционного периода фотосинтеза и объема камеры. Изменение скорости движения жидкости по стеблю во время световых разрывов ночи, характеризующее повышение транспирационного потока, оценивали в относительных единицах по сравнению со скоростью в основной световой период, принятой за 100.

На время опытов растения периллы масличной помещали в условия короткодневного режима с прерыванием 9—10-часовой ночи световым интервалом длительностью 10—30 мин. При этом использовали как свет ламп накаливания, так и свет люминесцентных ламп и ламп ДРЛФ-400. Растения каланхое в течение опыта находились на свету ламп ЗН-7 в условиях 18-часовой ночи, прерываемой в течение 2 ч светом.

Опыты повторяли не менее трех раз, в каждом варианте исследовали от 6 до 12 растений. Достоверность полученных данных подтверждена

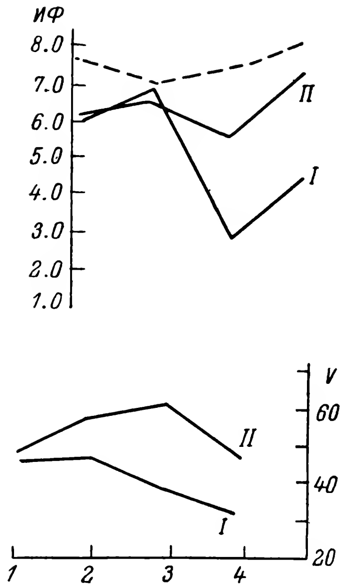


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза и скорость водного потока по стеблю в период световых разрывов начала и середины ночи у *Perilla ocymoides*.

Разрыв ночи на третьем (*I*) и на шестом (*II*) часах проводили на одном и том же растении. *Штриховая линия* соответствует интенсивности фотосинтеза в основной световой период. Освещение лампами ДРЛФ-400 (110—115 Вт/м²). *На оси абсцисс*: продолжительность опыта (дни). *На осях ординат*: интенсивность фотосинтеза (ИФ), в мг CO_2/ч на растение; скорость движения жидкости по стеблю (*V*), в % от уровня в основной световой период.

статистической обработкой результатов опытов. При заданных объемах выборки ($n_1=n_2=8$) критерий достоверности $t_d=2.56$ превосходит критерий Стъюдента для порога вероятности 0.9.

Максимальная аппаратурная погрешность в ходе кривых интенсивности фотосинтеза, полученных по данным измерения концентрации CO_2 и расхода воздуха, составляла менее ±5%, максимальная относительная ошибка измерения водного потока по растению — менее ±6.5%. При определении показателей репродуктивного развития разброс данных был не более 10%.

Результаты исследования

Измерения видимого фотосинтеза и транспирационного потока (по скорости движения жидкости по стеблю) у периллы масличной показали, что в период 10-минутных световых разрывов 9-часовой ночи на шестом часу эти процессы протекают более интенсивно, чем в период разрыва ночи на третьем часу. Эта разница увеличивается по мере короткодневной индукции с прерыванием ночи и на 4—5-й день может достигать 30—40%, впоследствии она несколько ослабевает. Разрывы ночного периода проводили как на одном и том же растении (рис. 1), так и на разных (рис. 2). Температуру воздуха в камерах поддерживали от 23 до 26° С. Отрицательный температурный градиент лист—воздух достигал 1—1.5°, в периоды световых разрывов он увеличивался по абсолютному значению на 0.5—0.9°.

В большой серии опытов для изучения влияния фотосинтеза на фотопериодическую реакцию растений был использован метод исключения атмосферной углекислоты в период световых разрывов темнового периода суток. Эффективность световых разрывов ночи зависела от спектрального состава света как в основной световой период, так и во время разрыва, что согласуется с известными литературными данными (Meijer, 1959; Мошков, Плотникова, 1968). При освещении растений в основной световой период лампами накаливания прерывание середины индуктивной ночи на 30 мин тем же светом или на 10 мин люминесцентным светом полностью подавляет цветение периллы масличной как в присутствии, так и в отсутствие амтосферной углекислоты. Прерывание ночи светом ламп накаливания на третьем часу в нормальной атмосфере задерживает образование генеративных органов у периллы масличной лишь на неделю. При исключении атмосферной углекислоты в период светового разрыва начала ночи зачатки соцветий появляются на месяц позднее и только у 30—35% растений (рис. 3). Аналогичные данные получены в опытах на люминесцентном свету при прерывании середины 10-часовой ночи

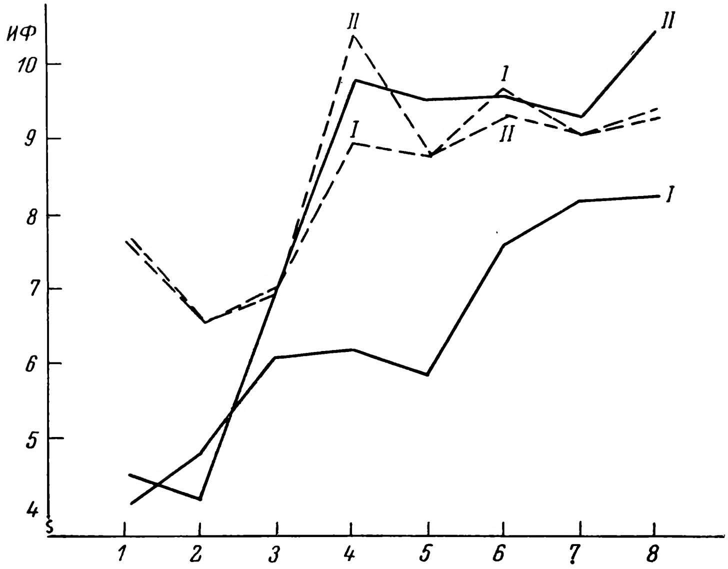


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза у *Perilla ocymoides* в период световых разрывов начала и середины ночи.

Разрывы на третьем и на шестом часах ночи проводили на разных растениях. Освещение лампами, а также обозначения на осях и на кривых те же, что на рис. 1.

у периллы масличной светом в течение 30 мин, что приводит к неполному прекращению репродуктивного развития (рис. 4).

У растений каланхое двухчасовой световой интервал, начиная с шестого часа 18-часовой ночи, стимулирует образование листовых почек в нормальной атмосфере. Однако этот же световой разрыв ночи оказывается недейственным в безуглекислотной атмосфере (рис. 5, вариант *V*).

Влияние безуглекислотной атмосферы во время светового разрыва ослабляется исключением атмосферной углекислоты в течение всей прерванной светом ночи. У периллы масличной при этом режиме включение света на 30 мин в начале 10-часовой ночи хотя и задерживает цветение по сравнению с растениями, находящимися в нормальной атмосфере, но вызывает образование зачатков соцветий почти на 20 дней раньше, чем в варианте с исключением CO_2 только в период светового разрыва (рис. 3). Длиннодневная реакция вегетативного размножения у каланхое при исключении углекислоты в течение ночи и светового разрыва подавляется в меньшей степени, чем при исключении CO_2 только в период двухчасового светового разрыва (рис. 5, вариант *III*).

В многократно повторенных опытах снижение интенсивности света в период светового разрыва на третьем часу индуктивной ночи у периллы масличной заметно уменьшало эффективность светового разрыва. При освещении растений в основной световой период лампами ЗН-7 10-минутный разрыв начала ночи люминесцентным светом интенсивностью 4—5 Вт/м^2 задерживает генеративный органогенез только на неделю. Увеличение интенсивности света в период разрыва ночи до 25 Вт/м^2 подавляет репродуктивное развитие вплоть до 50-го дня опыта (рис. 6).

Обсуждение результатов

Полученные данные дают материал для размышления о механизме действия световых разрывов ночи. Повышенная физиологическая активность растений в период световых разрывов середины ночи согласуется с наибольшей эффективностью этих разрывов в фотопериодической реакции по сравнению с разрывами начала ночи. Рассмотрим возможные каналы влияния физиологических процессов на реакции фотоморфогенеза.

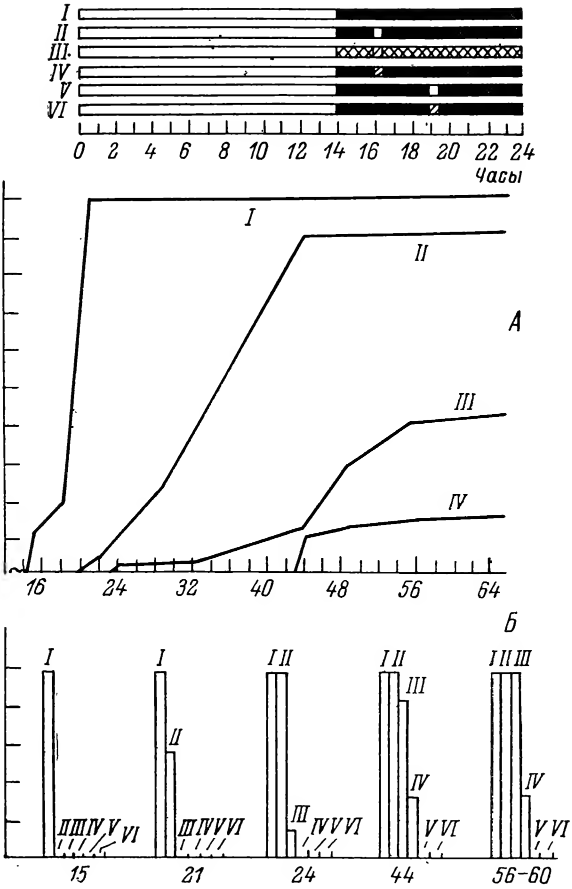


Рис. 3. Влияние атмосферной углекислоты в период световых разрывов начала и середины ночи на репродуктивное развитие *Perilla ocymoides* при освещении лампами накаливания (200—250 Вт/м^2).

В верхней части изображены варианты опыта (*I—VI*): светлые полосы соответствуют экспозиции растений на свету в нормальной атмосфере, *косая штриховка* — исключение CO_2 в период световых разрывов ночи, *двойная штриховка* — исключение CO_2 в темновой период, *зачернены* темновые периоды суток в нормальной атмосфере.

А: *на оси абсцисс* — продолжительность опыта, дни; *на оси ординат* — число репродуктивных точек роста (РТР) на растениях. в %; *Б*: *на оси ординат*— число растений с РТР, в %; *на оси асбцисс* — дни опыта.

Весьма вероятным фактором, усиливающим действие светового разрыва в середине ночи, может быть активизация транспирационного потока по растению, что влечет за собой интенсификацию транспорта минеральных ионов и связанных с ним сторон метаболизма.

Важным физиологическим процессом, обусловливающим фотопериодическую реакцию растений, является фотосинтез. Его интенсивность у периллы масличной увеличена в период разрыва середины ночи. Казалось бы, чем выше интенсивность фотосинтеза, тем сильнее прерывание индуктивной ночи должно подавлять репродуктивное развитие. Однако данные опытов по исключению атмосферной углекислоты в период световых разрывов ночи свидетельствуют о том, что это не так. Фотосинтетическая ассимиляция CO_2 в период светового разрыва 9-часовой ночи на третьем часу смягчает ингибирующее действие разрыва, и, наоборот, отсутствие атмосферной углекислоты во время разрыва усиливает его влияние: развитие периллы масличной почти полностью прекращается. Эта закономерность подтверждается опытами с неполным подавлением развития периллы световыми разрывами середины ночи.

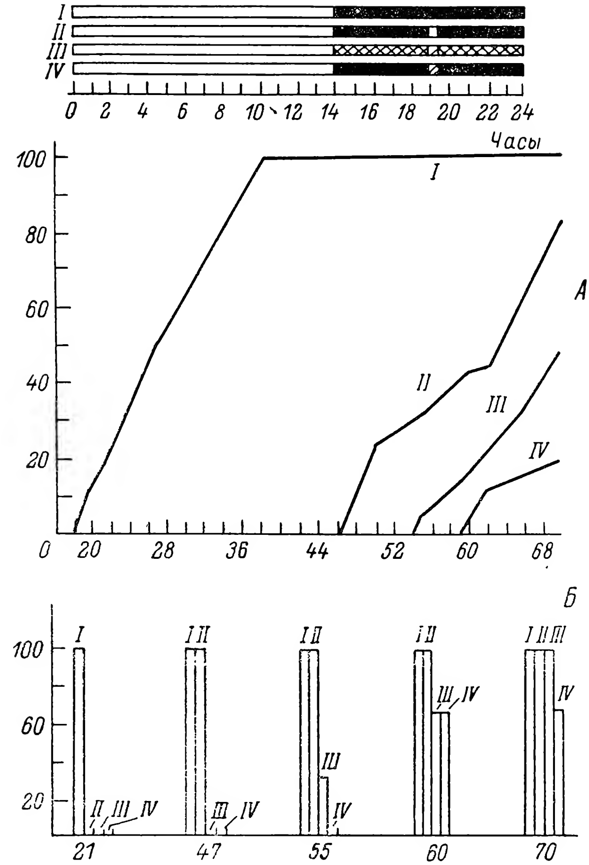


Рис. 4. Влияние атмосферной углекислоты в период световых разрывов середины ночи на репродуктивное развитие *Perilla ocymoides* при освещении люминесцентными лампами (25—30 Вт/м^2).

Обозначения те же, что и на рис.3.

Попытаемся представить физиологическую ситуацию в период светового разрыва ночи. При действии света, содержащего красную область спектра, происходит фотоконверсия фитохрома: форма P_{660} переходит в активную форму P_{730}. В начале ночи такое изменение баланса P_{660}/P_{730} менее чувствительно для развития, чем в середине ночи. Фотоконверсия фитохрома происходит на фоне основных физиологических процессов и во взаимодействии с ними. Еще в 1947—1955 гг. Н. П. Красинский с сотрудниками показали, что с увеличением интенсивности фотосинтеза повышается уровень восстановленности растительных тканей. Это связано с образованием в первую очередь восстановленного ферредоксина и НАДФ·H_2 (Arnon, 1969). Присутствие восстановителей оказывает большое влияние на метаболизм фитохрома. F. Mumford и E. Jenner (1971) открыли решающее влияние НАД·H_2 и восстановленного ферредоксина на взаимопревращение форм фитохрома. Под влиянием восстановленного ферредоксина в 800 раз ускоряется реверсия фитохрома ($P_{730} \rightarrow P_{660}$). В опытах in vitro присутствие этого сильного восстановителя почти полностью подавляло фотоконверсию фитохрома. Активные восстановители образуются в нормальной атмосфере в результате фотохимических реакций фотосинтеза и в значительно меньшей степени — на свету в атмосфере без CO_2 (Бойченко, 1973; Одуманова-Дунаева, 1979). Можно предположить, что в нормальной атмосфере при кратковременном освещении растений появление формы P_{730} ограничивается реакциями обеих систем

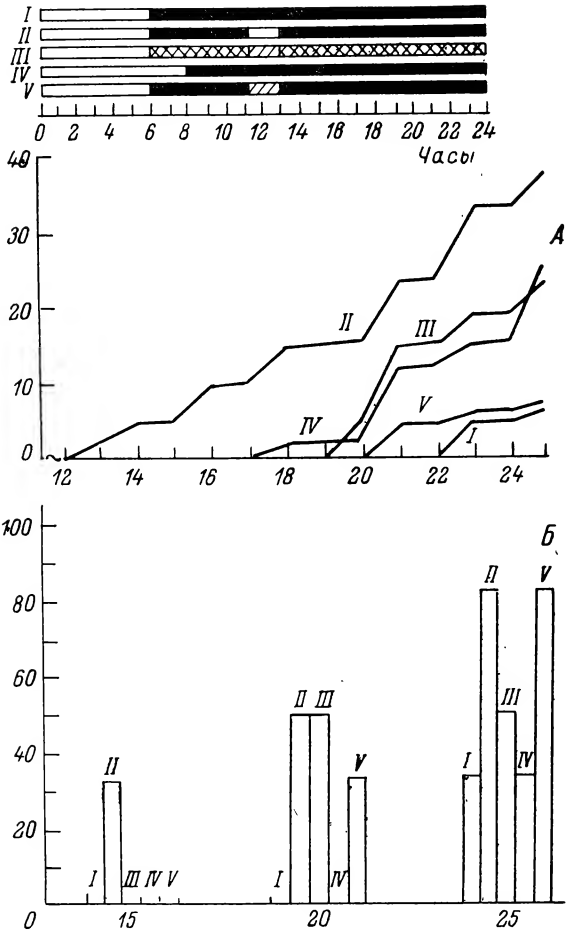


Рис. 5. Влияние атмосферной углекислоты в период световых разрывов ночи на образование листовых почек у *Kalanchoe daigremontiana* при освещении лампами накаливания (250—300 Вт/м^2).

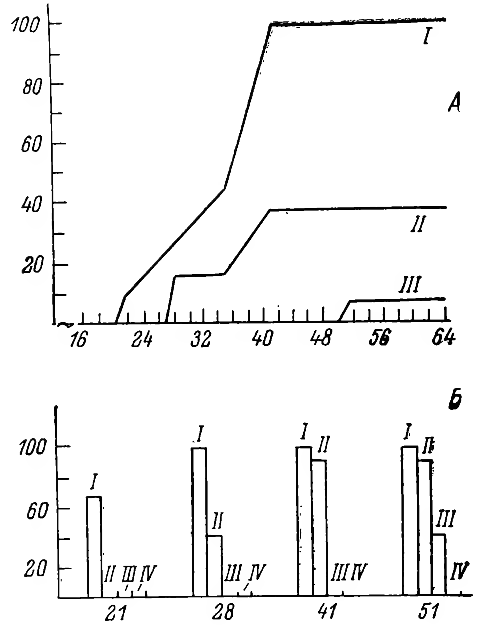
А: *на оси ординат* — число листовых почек (ЛП) на растениях, в %; *Б*: *на вертикальной оси* — число растений с ЛП. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

фотосинтеза. В отсутствие CO_2 на свету функционирует в основном только I система фотосинтеза и фотоконверсия фитохрома в связи с отсутствием достаточного количества активных восстановителей протекает более интенсивно, усиливая ингибирующее действие световых разрывов в опытах с периллой масличной. Весьма возможно, что отсутствие атмосферной CO_2 в течение всей прерванной светом ночи влияет на взаимодействие фотосистем фотосинтеза и фитохрома через уровень восстановленности клеток. Такое же объяснение можно дать и фактам торможения обратимого действия красного и дальнего красного света при разрывах ночи у периллы масличной в отсутствие углекислоты (Одуманова-Дунаева, 1979).

В связи со сказанным выше отнюдь не простой становится трактовка опытов с варьированием облученности в период световых разрывов ночи. Усиление эффективности разрыва ночи при увеличении интенсивности света нельзя объяснить ускорением фотосинтетической ассимиляции CO_2. Вместе с тем реакции фотоконверсии фитохрома и циклического фотофосфорилирования являются низкоэнергетическими. Приходится допустить в механизме действия световых разрывов темноты участие высокоэнергетических реакций, усиливающих свою эффективность при повышении облученности.

Рис. 6. Влияние облученности в период световых разрывов ночи на репродуктивное развитие *Perilla ocymoides.*

Освещение в основной световой период — лампами накаливания (200—250 Вт/м²), в период световых разрывов ночи — люминесцентным светом (25—30 Вт/м²). *I* — 9-часовая ночь без разрывов; световые разрывы ночи (10 мин): *II* — через 2 ч от начала ночи при облученности 4—5 Вт/м², *III*, — то же при 25 Вт/м², IV — через 5 ч от начала ночи при облученности 25 Вт/м². Обозначения на осях те же, что на рис. 3.



В итоге изучение механизма действия световых разрывов ночи на фотопериодическую реакцию растений демонстрирует значение фотосинтеза для реакций фотоморфогенеза, регулирующих темпы репродуктивного и вегетативного размножения. Но, очевидно, во взаимосвязи фотосинтеза с системой фотоморфогенеза количественные показатели ассимиляции CO_2 занимают второстепенное место. Подобный вывод был сделан и при измерении интенсивности фотосинтеза в световой период индукции у целого ряда фотопериодически активных растений (Одуманова, 1959, 1960; Одуманова-Дунаева, 1972; Аксенова и др., 1973). Во взаимодействии систем фотосинтеза и фитохрома на первый план выдвигается роль фотохимических реакций фотосинтеза, ответственных за образование активных восстановителей, влияющих на деятельность фитохромного аппарата.

У изученных нами короткодневных и длиннодневных растений исключение атмосферной углекислоты в период световых разрывов ночи противоположным образом влияет на их эффективность. У короткодневной по цветению периллы масличной световые разрывы ночи усиливают свое ингибирующее действие в атмосфере без CO_2, у длиннодневного по вегетативному размножению каланхое световой разрыв ночи в безуглекислотной атмосфере оказывается недейственным, его стимулирующее влияние утрачивается. Точно так же теряется эффективность светового разрыва ночи в атмосфере без CO_2 у длиннодневного по цветению растения абиссинской капусты (Одуманова-Дунаева, 1972).

Однако следует учесть, что световые разрывы у длиннодневных растений обычно длительны (2—3 ч), а механизм действия коротких и длинных интервалов света, прерывающего темновой период, может быть различным. При продолжительном разрыве ночи светом у длиннодневных видов роль количественных показателей ассимиляции CO_2 становится весьма весомой, поскольку всякое ограничение фотосинтетического усвоения углекислоты пропорционально задерживает фотопериодическую реакцию у этих растений (Мошков и др., 1969, 1974; Одуманова-Дунаева, 1972).

Таким образом, во время световых разрывов темновой фазы фотопериода в соответствии с эндогенной ритмичностью реакции фитохромной системы, скорректированные фотохимическими реакциями фотосинтеза, могут регулировать важнейшие процессы жизнедеятельности растений. В природной обстановке такая регуляция отсутствует. Однако в условиях промышленной светокультуры растений и для целей селекции подобный экспериментальный прием может стать мощным рычагом управления продукционным процессом.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. М. — Бойченко Е. А. (1973). Восстанавливающая сила соединений железа с флавиннуклеотидами растений. Физиол. раст., 20, 3. — Бюннинг Э. (1961). Ритмы физиологических процессов. М. — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. М. — Карманов В. Г. (1969). Использование микротерморезисторной техники для получения информации о среде и жизнедеятельности растений. Тр. по агроном. физике, 24. — Красинский Н. П., Валутина В. А., Пряхина Е. А. (1947). Влияние фотосинтеза на окислительно-восстановительный режим клеток листовых тканей. ДАН СССР, 8, 7. — Красинский Н. П., Валутина В. А., Пряхина-Конькова Е. А. (1955). Влияние интенсивности света на окислительно-восстановительный режим растений в связи с фотосинтезом. Физиол. раст., 2, 1. — Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А. (1972). Различие световых процессов, нарушающих темновую фазу актиноритмической реакции никтофильных и никтофобных растений. ДАН СССР, 203, 3. — Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А. (1973). Влияние фотосинтеза на развитие периллы масличной (*Perilla ocymoides* L.) и абиссинской капусты (*Brassica carinata* A. Braun) в условиях непрерывного освещения. Бот. ж., 58, 5. — Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А., Соловьев Е. В., Хованская Н. В. (1974). Взаимосвязь фотопериодической реакции развития с фотосинтезом в онтогенезе растений. Бот. ж., 59, 11. — Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А., Хованская Н. В. (1969). Роль углекислоты в процессе вивипарии у *Kalanchoe daigremontiana* Jacobson на разных световых режимах. Бот. ж., 54, 8. — Мошков Б. С., Одуманова-Дунаева Г. А., Хованская Н. В. (1973). Регулирование фотосинтеза кратковременным облучением дальним красным и красным светом. Докл. ВАСХНИЛ, 2. — Мошков Б. С., Плотникова Н. И. (1968). Влияние спектра радиации на актиноритмическую реакцию периллы масличной в периоды выращивания и разрыва темновой фазы. Тр. по агроном. физике, 15. — Одуманова Г. А. (1959). Фотосинтез растений в условиях искусственного освещения и его связь с репродуктивным развитием. Автореф. канд. дис. Л. — Одуманова Г. А. (1960). Влияние искусственного освещения на фотосинтез и репродуктивное развитие растений. Физиол. раст., 7, 6. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1972). О роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений. Бот. ж., 57, 1. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1977). Влияние ближней инфракрасной радиации на фотосинтез растений в условиях светокультуры. Бот. ж., 62, 6. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1979). Энергетическая и регуляторная роль света в репродуктивном развитии растений. Бот. ж., 64, 5. — Arnon D. I. (1969). Role of ferredoxin in photosynthesis. Naturwiss., 56, 6. — Bassi P. K., Tregunna E., Purohit A. N. (1975). Carbon dioxide requirements for phytochrome action in photoperiodism and seed germination. Plant Physiol., 56, 2. — Bergfeld R. (1964). Der Einfluss roter und blauer Strahlung auf die Ausbildung der Chloroplasten bei gehemmter Proteinsynthese. Zs. Naturforsch., 19b, 11. — Bergfeld R. (1965). Zellteilung und Morfogenese der Forkeime von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott in hellroter und blauer Strahlung bei Hemmung der Proteinsynthese. Zs. Naturforsch., 20b, 6. — Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W. (1948). Action spectrum for photoperiodic control of floral initiation of a long-day plant winter barley. Bot. Gaz., 110, 1. — Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W. (1952). The reaction controlling floral initiation. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 38, 9. — Cumming B. G. (1969). Circadian rhythms of flower induction and their significance in photoperiodic response. Canad. J. Bot., 47, 2. — Meijer G. (1959). The spectral dependens of flowering and elongation. Acta Bot. Neerl., 8. — Mohr H. (1964). The control of plant growth and development by light. Biol. Rev., 39, 1. — Mumford F. E., Jenner E. L. (1971). Catalisis of the phytochrome dark reaction by reducing agents. Biochemistry, 10, 1. — Salisbury F. (1963). The flowering process. Oxford ect. Pergamon Press.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 19 VII 1979.

SUMMARY

The effect of light interruptions of night in physiological aspect on the photoperiodical response of the floral initiation of the short-day plant *Perilla ocymoides* L. and on the

photoperiodic response of the vegetative reproduction of the long-day plant *Kalanchoe daigremontiana* Jacobson has been studied. The photosynthesis, water- and heat regimes were recorded continuously. It was shown that the intensity of photosynthesis and the rate of the liquid flow through the stem during the light interruption of 9-hour night at the 6th hour are 30—40% higher, than those at the 3d hour. In the case of light interruptions of the night without atmospheric CO_2 the inhibitory effect in *Perilla ocymoides* L. is increased and the stimulant action in *K. daigremontiana* Jacobson is lost. Under conditions of CO_2 exclusion during the whole night with the light interruption the floral initiation in *P. ocymoides* L. sets in earlier, and the process of viviparity in *K. daigremontiana* Jacobson is inhibited less than in the case of exclusion of CO_2 only during the light interruption of the night. Increasing the illumination during the light interruption of the night leads to a greater inhibition of the flowering *P. ocymoides*. The interaction of the systems of photosynthesis and phytochrome by means of photochemical reactions of photosynthesis, connected with the formation of active reductants, is hypothesized.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.33 (571.511)

А. Л. Жукова

ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ СРЕДИ ЛИШАЙНИКОВ ПЛАТО ТУЛАЙ-КИРЯКА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР)

A. L. ZHUKOVA. THE *HEPATICAE* AMONG THE LICHENS OF TULAI-KIRJAK PLATEAU (NORTH-EASTERN TAIMYR)

Приводятся сведения о произрастании среди 42 родов лишайников, представленных различными жизненными формами, печеночных мхов (38 таксонов). Отмечены частота встречаемости печеночников с разными родами лишайников и связь каждого рода лишайника с видами печеночных мхов. Проведено сравнение флористического списка печеночников плато с печеночными мхами из других районов Таймыра.

Уже имеется несколько флористических работ по печеночным мхам Таймыра. За исключением Тарейского стационара, где автор сам собирал материал, все остальные таймырские коллекции собраны геоботаниками (Н. В. Матвеевой, Т. Г. Полозовой, И. Н. Сафроновой). Их сборы обычно относились к геоботаническим описаниям и представляли собой чаще всего коллекции зеленых мхов, из которых и выделялись печеночники. При составлении списков печеночных мхов с мыса и п-ова Челюскин и из бухты Марии Прончищевой мною также в добавление к моховым были использованы коллекции лишайников, собранные эстонскими ботаниками Т. Х. Пийн и В. В. Мазингом.

Настоящая статья о печеночных мхах плато Тулай-Киряка полностью написана на материале коллекции лишайников, собранных там в 1973 г. Т. Х. Пийн и впоследствии определенных ею. Коллекция состояла из 550 конвертов, содержащих около 1 тыс. образцов лишайников. Печеночные мхи в ней представлены в основном в виде примесей, и зачастую небольших. Однако в некоторых случаях они составляли значительное количество, являясь субстратом для развития лишайников (*Gymnocolea*, *Chandonanthus*, *Plagiochila*), или же сами развивались в заметном количестве на лишайниках. В ряде образцов печеночники были вкраплены среди мхов, росших в непосредственном контакте с лишайниками.

Плато Тулай-Киряка расположено в северо-восточной части п-ова Таймыр, юго-восточнее оз. Таймыр, на 74°52′—74°54′ с. ш. и 107°30′—108° в. д. Плато представляет собой столовую гору, прорезанную ущельями и долинами рек. Оно расположено обособленно посреди равнины. На севере хорошо просматривается гряда Бырранга. Вершина плато плоская, склоны поднимаются уступами. Максимальная высота плато 600 м над ур. м., но в основном оно приподнято от подножия на 200—300 м. По возрасту и происхождению пород плато идентично хребту Бырранга. Сложено оно пермскими осадочно-вулканическими и пермотриасовыми и триасовыми осадочными породами, представленными песчаниками, алевролитами, реже глинистыми сланцами. В песчаниках и алевролитах возможны известковые конкреции. Осадочная толща прервана интрузией меланократовых темных рудных габбро и гранитов. Лагерь, в окрестностях которого проводили сборы, расположен у северо-западного склона плато при выходе р. Хутуда-Тари.

Гербарные сборы лишайников и описания растительности были сделаны в десяти типах местообитаний: на осыпных склонах крутизной 60° с мелким и крупным щебнем; в сухих и сырых лощинах на склонах; на плоских поверхностях уступов на разных уровнях склонов; на скальных выходах коренных пород (гранитов, габбро, долеритов, габбро-долеритов); у подножия горы около и ниже снежников, в зоне таяния снега; на вершине плато; в русле и по берегам р. Хутуда-Тари.

Из многочисленных лишайников, встреченных в перечисленных местообитаниях, выделены 42 рода, росших в непосредственном контакте с печеночниками. 10 родов лишайников представлены листоватыми формами: *Asahinea*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Parmelia*, *Peltigera*, *Phaeophyscia*, *Solorina*, *Sticta*, *Xanthoria*, *Collema*; 10 родов — кустистыми: *Alectoria*, *Bryoria*, *Dactylina*, *Cetraria*, *Cladonia*, *Cornicularia*, *Leciophysma*, *Sphaerophorus*, *Stereocaulon*, *Thamnolia*; 22 рода — накипными: *Arctonia*, *Arthrorhaphis*, *Baeomyces*, *Bilimbia*, *Candelariella*, *Caloplaca*, *Endopyrenium*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Lepraria*, *Lopadium*, *Mycoblastus*, *Norrlinia*, *Ochrolechia*, *Pannaria*, *Pertusaria*, *Psora*, *Rinodina*, *Toninia*, *Toninopsis*, *Varicellaria*; был также выделен и лишайник из порядка *Verrucariales* (не был определен).

Среди листоватых форм лишайников выявлено 15 видов печеночных мхов. Наибольшее число видов (9) отмечено среди рода *Parmelia*: *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella arctica*, *Plagiochila arctica*, *Gymnomitrion corallioides* — эти виды произрастали среди слоевищ и мхов; *Scapania gymnostomophila*, *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia pleniceps* росли на почве у основания лишайников.

Среди *Peltigera* встречено 8 видов печеночников, росших на слоевищах и между ними: *Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia barbata*, *Cephaloziella arctica*, *Sphenolobus minutus* var. *grandis*, *Tritomaria quinquedentata*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Scapania parvifolia*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*.

Вместе с *Solorina* — 6 видов, росших на почве: *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria scitula*, *T. quinquedentata*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Gymnomitrion corallioides*.

Со *Sticta* — 4 вида, росших на мхах, среди и около слоевищ: *Barbilophozia barbata*, *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis kunzeanus*.

С *Nephroma* — 3 вида, росших в большом количестве среди слоевищ: *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*.

С *Collema* — 2 вида, среди мхов и слоевищ: *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Tritomaria quinquedentata*. Среди слоевищ *Phacophysca* росла *Cephaloziella arctica*. Со слоевищами *Lobaria* росла *Tritomaria quinquedentata*, на слоевищах *Xanthoria* — отдельные стебли *Ptilidium ciliare*. *Asahinea* росла на толстой подстилке, образованной стеблями *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*.

Среди кустистых форм лишайников выявлено 28 видов печеночных мхов. Больше всего печеночников произрастало среди *Cetraria* — 17 видов, причем большинство из них (15 видов) росло на почве: *Cephaloziella arctica*, *Tritomaria quinquedentata*, *T. scitula*, *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Scapania calcicola*, *S. spitsbergensis*, *S. brevicaulis*, *Plagiochila arctica*, *Anthelia juratzkana*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Sphenolobus minutus*, *Gymnomitrion corallioides*, *G. concinnatum*, *Odontoschisma macounii*, *Gymnocolea acutiloba* (на плотной подстилке из этого печеночника росли слоевища лишайника). И 5 видов росли среди мхов: *Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia barbata* и уже упомянутые здесь *Chandonanthus setiformis*, *Cephaloziella arctica*, *Tritomaria quinquedentata*.

Вместе с *Cladonia* — 15 видов печеночников. 5 видов росли только среди слоевищ: *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Barbilophozia bar-*

bata, *Radula prolifera*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Ptilidium ciliare*; 5 видов — на растительных остатках и почве: *Gymnomitrion corallioides*, *Scapania parvifolia*, *Lophozia alpestris*, *L. wenzelii*, *L. incisa*; 5 видов встречались и среди слоевищ, и на почве, и на растительных остатках: *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella arctica*, *Gymnomitrion concinnatum*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinquedentata*.

Со *Stereocaulon* отмечено 14 видов печеночников. На почве обитали 6 видов: *Anthelia juratzkana*, *Gymnomitrion corallioides*, *Odontoschisma macounii*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Ptilidium ciliare*, *Leiocolea heterocolpa* var. *harpanthoides*; среди мхов и лишайников — 5 видов: *Scapania spitsbergensis*, *S. parvifolia*, *Cephalozia bicuspidata*, *Sphenolobus minutus*, *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, причем на подстилке из этого вида может образовываться корка из лишайника. И среди мхов и лишайников, и на почве росли *Tritomaria quinquedentata*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Cephaloziella arctica*. Последний вид иногда на лишайнике обнаруживал массовое развитие.

Среди *Dactylina* выявлено 8 видов печеночников. 5 видов обитали на почве: *Sphenolobus minutus* и *S. minutus* var. *grandis*, *Plagiochila arctica*, *Gymnomitrion corallioides*, *Cephaloziella grimsulana*, *Tritomaria quinquedentata*; 2 вида — среди слоевищ: *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Barbilophozia barbata*; 2 вида — среди мхов и слоевищ: *Ptilidium ciliare*, *Plagiochila arctica*.

Вместе с *Leciophysma* обитало 6 видов печеночников, растущих среди мхов и слоевищ: *Scapania kaurinii*, *Barbilophozia barbata*, *Plagiochila arctica*, *Cephaloziella arctica*, *Tritomaria quinquedentata*, *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*.

Со *Sphaerophorus* — 3 вида: *Sphenolobus minutus*, *Lophozia incisa* и в массе *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*; все произрастали среди слоевищ.

С *Bryoria* — 3 вида, растущих на щебне: *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Gymnomitrion corallioides*, *Lophozia longidens*. Среди слоевищ *Cornicularia* росло 2 вида: *Cephaloziella arctica* и *Ptilidium ciliare*. С *Thamnolia* — 2 вида: среди массы слоевищ — *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus* и на почве — *Gymnomitrion corallioides*. И, наконец, среди *Alectoria* в обилии среди слоевищ произрастал *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*.

Накипные хотя и составляют большинство среди остальных жизненных форм лишайников (22 рода), но печеночных мхов среди них отмечено почти столько же (30 видов), сколько среди 10 родов кустистых форм (28 видов). Больше всего печеночных мхов обнаружено среди *Ochrolechia* — 20 видов. 6 видов росло на почве: *Gymnomitrion corallioides*, *G. concinnatum*, *Lophozia alpestris*, *Scapania gymnostomophila*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Pellia* sp. На растительных остатках — 4 вида: *Plagiochila arctica*, *Barbilophozia barbata*, *Odontoschisma macounii* и масса *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*. Среди мхов — 3 вида: *Lophozia obtusa*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Cephalozia connivens*. На лишайнике росли 2 вида: *Radula prolifera*, *Frullania tamarisci* var. *nisquallensis*. И на всех перечисленных выше субстратах встречались 5 видов: *Tritomaria quinquedentata*, *T. scitula*, *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare*, *Cephaloziella arctica*.

Вместе с *Lecidea* отмечено 10 видов. 3 вида обитали на почве, а на них рос лишайник: *Gymnomitrion corallioides*, *Tritomaria quinquedentata*, *Sphenolobus minutus*. 7 видов (*Lophozia alpestris*, *Tritomaria scitula*, *Pellia* sp., *Gymnomitrion concinnatum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Scapania calcicola*, *Plagiochila arctica*) росли в смеси со мхами, а на поверхности их куртинок рос лишайник.

Среди лишайника из порядка *Verrucariales* также выявлено 10 видов печеночников, которые росли с лишайниками и часто со мхами, это виды: *Scapania simmonsii*, *Barbilophozia barbata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Radula prolifera*, *Tritomaria quinquedentata*, *Odontoschisma* *macounii*, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella arctica*, *Gymnomitrion corallioides*, *Pellia* sp.

С *Lopadium* — 9 видов печеночников. На почве среди мхов росли 6 видов: *Plagiochila arctica*, *Ptilidium ciliare*, *Cephaloziella arctica*, *Lophozia incisa*, *L. wenzelii*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*; на растительных остатках — *Gymnomitrion concinnatum*, и среди мхов на растительных остатках и на почве: *Tritomaria quinquedentata* и *Sphenolobus minutus*.

Вместе с *Lecanora* обнаружено 7 видов. На растительных остатках среди лишайника 4 вида: *Odontoschisma macounii*, *Scapania parvifolia*, *Lophozia alpestris*, *Herberta adunca*. *Scapania gymnostomophila* росла на лишайнике, а 2 вида — *Sphenolobus minutus* и *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* — являлись субстратом для лишайника.

С *Pertusaria* — также 7 видов, 5 из них росли среди мхов и лишайника, это виды: *Sphenolobus minutus*, *Chandonanthus setiformis* var. *alpinus*, *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria quinquedentata*, *Plagiochila arctica*. На лишайнике — *Gymnomitrion corallioides*, и на почве — *Scapania gymnostomophila*.

С *Toninia* отмечено 5 видов. Среди лишайника росли 4 из них: *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria scitula*, *Gymnomitrion corallioides*, *Lophozia wenzelii*; на почве — *Anthelia juratzkana*.

Вместе с *Baeomyces* — 4 вида, все они росли на почве около лишайника, это виды: *Gymnomitrion corallioides*, *Sphenolobus minutus*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cephaloziella arctica*.

Среди *Varicellaria* — 3 вида, растущих на почве среди лишайника, это виды: *Gymnomitrion corallioides*, *Sphenolobus minutus*, *Odontoschisma macounii*.

С *Toninopsis* — также 3 вида, растущих на почве, а на них развивается лишайник, это виды: *Gymnomitrion corallioides*, *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare*.

Вместе с *Rinodina* — 3 вида, растущих на почве: *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Lophozia alpestris*, *Tritomaria heterophylla*.

Среди *Psora* — 3 вида, растущих на почве: *Scapania parvifolia*, *Gymnomitrion concinnatum*, *Anthelia juratzkana*.

С *Bilimbia* — 3 вида, растущих на почве: *Sphenolobus minutus*, *Gymnomitrion corallioides*, *Scapania gymnostomophila*.

Вместе с *Arthrorhaphis* — 3 вида, растущих на почве: *Cephaloziella arctica*, *Plagiochila arctica*, *Scapania subalpina*.

Среди *Norrlinia* и *Mycoblastus* по 2 вида, растущих на почве среди лишайников, это виды: *Gymnomitrion corallioides*, *Sphenolobus minutus*. Среди *Lepraria*, *Arctonia*, *Endopyrenium* и *Candelariella* — 2 вида, растущих среди лишайников на почве: *Gymnomitrion corallioides*, *Cephaloziella arctica*.

Вместе с *Pannaria* — 2 вида, растущих на почве: *Tritomaria quinquedentata*, *Sphenolobus minutus*.

Среди *Coloplaca* — 2 вида, растущих среди лишайника на почве: *Lophozia alpestris*, *Plagiochila arctica*. Последний вид встречается и среди мхов.

Как уже упоминалось ранее, лишайники были собраны в 10 типах местообитаний. Распределение печеночных мхов в этих местообитаниях происходит следующим образом (табл. 1).

Осыпные склоны с мелким щебнем. Здесь отмечено 10 родов лишайников, из них 6 родов накипных: *Toninopsis*, *Pertusaria*, *Lecidea*, *Lopadium*, *Coloplaca*, *Rinodina*, 4 рода кустистых: *Dactylina*, *Cetraria*, *Cladonia*, *Bryoria*. Печеночных мхов в этом местообитании насчитывается 17 видов.

Осыпные склоны с крупным щебнем — 9 родов лишайников, из них 5 родов накипных: *Lecanora*, *Candelariella*, *Ochrolechia*, *Bilimbia* и лишайник из порядка *Verrucariales*; 2 рода кустистых: *Cladonia* и *Cetraria*, 2 рода листоватых: *Solorina* и *Sticta*. Здесь также отмечено 17 видов печеночных мхов. По видовому составу печеночных мхов эти два типа

ТАБЛИЦА 1

Распределение печеночных мхов по разным типам местообитаний

Виды печеночных мхов	Осыпные склоны со щебнем		Скальные выходы	Лощина на склоне горы		Уступы разных уровней склонов горы	Подножие горы		Седловина на перевале	Местообитания по берегам р. Худа-Тари
	мелким	крупным		сырая	сухая		выше снежника	ниже снежника		
Anthelia juratzkana	—*	+	+	+	—	—	—	—	—	+
Blepharostoma trichophyllum var.	+	+	+	+	—	+	—	—	—	+
Barbilphozia barbata	—	+	—	—	—	+	—	—	+	+
Cephalozia connivens	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. bicuspidata	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. pleniceps	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Cephaloziella arctica	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+
C. grimsulana	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chandonanthus setiformis var.	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+
Frullania tamarisci var.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Gymnocolea acutiloba	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Gymnomitrion concinnatum	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
G. corallioides	+	+	+	—	—	+	+	—	+	+
Herberta adunca	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Lophozia alpestris	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+
L. incisa	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+
L. longidens	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. wenzelii	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
L. obtusa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

*** Тире указывает на отсутствие печеночных мхов среди лишайников в этом типе местообитания.**

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды печеночных мхов	Осыпные склоны со щебнем		Скальные выходы	Лощина на склоне горы		Уступы разных уровней склонов горы	Подножие горы		Седловина на перевале	Местообитания по берегам р. Худуда-Тари
	мелким	крупным		сырая	сухая		выше снежника	ниже снежника		
Leiocolea heterocolpa	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Odontoschisma macounii	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Orthocaulis kunzeanus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Pellia sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ptilidium ciliare	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
Plagiochila arctica	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
Scapania gymnostomophila	—	+	+	—	+	—	—	—	+	+
S. calcicola	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
S. brevicaulis	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
S. parvifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
S. kaurinii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
S. simmonsii	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
S. subalpina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
S. spitsbergensis	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Sphenolobus minutus	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+
S. minutus var.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Radula prolifera	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+
Tritomaria quinquedentata	+	+	+	+	—	+	+	—	+	+
T. scitula	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
T. heterophylla	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего видов	17	17	16	6	1	10	6	1	8	23

местообитаний довольно близки: 10 видов в них общие, по 7 видов разных, а всего 24 вида. Что же касается лишайников, то из 19 родов в этих местообитаниях общих только два: кустистые лишайники *Cetraria* и *Cladonia*. Исходя из этого сравнения можно предположить, что печеночные мхи менее требовательны к условиям обитания, чем лишайники.

Сравнительно близко по характеру к двум первым типам местообитание на скальных выходах. Здесь выявлено 12 родов лишайников, из них 7 накипных: *Psora*, *Pannaria*, *Lecidea*, *Taninia*, *Coloplaca*, *Pertusaria*, лишайник из порядка *Verrucariales*; 2 листоватых — *Solorina* и *Parmelia* — 3 кустистых — *Stereocaulon*, *Cladonia*, *Cetraria*. Два последних лишайника имеются и в двух предыдущих местообитаниях: *Coloplaca* и *Pertusaria* — в первом, а лишайник из порядка *Verrucariales* — во втором. Опять-таки большого сходства по родовому составу лишайников нет (из 12 родов 8 свойственны только данному местообитанию). Печеночников в этом местообитании было выявлено 16 видов.

Сухая лощина на склоне — дно маленького ручья; на почве среди накипного лишайника *Ochrolechia* росла *Scapania gymnostomophila*.

В сырой лощине на склоне отмечены два рода лишайников: накипной из порядка *Verrucariales* и кустистый — *Stereocaulon*. Печеночных мхов здесь 6 видов.

На уступах разных уровней склонов собрано 8 родов лишайников, из которых 3 накипных: *Lecanora*, *Lopadium*, *Ochrolechia*, 3 листоватых: *Parmelia*, *Peltigera*, *Lobaria* и 2 кустистых: *Cladonia*, *Sphaerophorus*. Печеночных мхов здесь выявлено 10 видов.

Сборы в местообитаниях у подножия горы производили в местах выше и ниже снежника. В первом случае обнаружен накипной лишайник *Ochrolechia*, среди и около которого произрастало 6 видов печеночников. Ниже снежника в зоне таяния среди лишайника из порядка *Verrucariales* рос *Sphenolobus minutus*.

В сборах, сделанных в седловине на перевале, выявлено 4 рода лишайников: 3 накипных — *Pertusaria*, *Ochrolechia*, *Arctonia* и 1 кустистый — *Dactylina*. Печеночных мхов здесь было 8 видов.

Многочисленные сборы были сделаны в разных местах по берегам р. Хутуда-Тари. Здесь отмечено 19 родов лишайников. 9 родов накипных: *Lopadium*, *Arthrorhaphis*, *Ochrolechia*, *Lecidea*, *Psora*, *Baeomyces*, *Candelariella*, *Lecanora* и лишайник из порядка *Verrucariales*, 5 листоватых — *Sticta*, *Parmellia*, *Peltigera*, *Solorina*, *Collema*, 5 кустистых — *Leciophysma*, *Stereocaulon*, *Cladonia*, *Dactylina*, *Cetraria*. Печеночных мхов здесь также много — 23 вида.

Среди печеночных мхов некоторые виды встречаются в большинстве из перечисленных выше местообитаний и часто в значительной повторности. Например, *Tritomaria quinquedentata* растет в 8 типах местообитаний и встречена в коллекции 18 раз; *Gymnomitrion corallioides* — в 7 типах и отмечен 28 раз; *Cephaloziella arctica* — в 7 типах, 21 раз; *Sphenolobus minutus* — в 6 типах, 26 раз; *Plagiochila arctica* — в 5 типах местообитаний, отмечена 11 раз и т. д. Однако есть и такие виды, которые отмечены в одном типе местообитания и по одному разу: *Frullania tamarisci* var. *nisquallensis*, *Herberta adunca*.

Наибольшее число видов печеночных мхов обитало среди кустистых лишайников. Среди *Cetraria* — 17 видов, *Cladonia* — 15, *Stereocaulon* — 14, *Dactylina* — 8, среди накипных: *Ochrolechia* — 20 видов, *Lecidea*, *Lopadium* и лишайника из порядка *Verrucariales* — по 10, среди листоватых: *Parmelia* — 9, *Peltigera* — 8. Среди же основной массы родов лишайников встречается небольшое число видов печеночников; так, по 6—7 видов встречено среди 3 родов лишайников, по 3—5 видов с 13 родами и по 1—2 вида с 15 родами.

Среди печеночных мхов также выделяется несколько видов, которые встречаются среди значительного числа родов лишайников. Например, *Sphenolobus minutus* растет среди 24, *Gymnomitrion corallioides* — 22,

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость печеночных мхов, произрастающих в разных местах, среди различных жизненных форм лишайников *

Виды печеночных мхов	Места произрастания печеночников				Число родов лишайников **
	около лишайников			среди лишайников и на них	
	на почве	на растительных остатках	среди мхов		
Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis.	к л н	—	—	—	5
Blepharostoma trichophyllum var. *brevirete* Bryhn et Kaal.	» » »	—	—	к л н	9
Barbilophozia barbata (Schmid.) Loeske	» » »	н	к л н	» » »	8
Cephalozia connivens (Dicks.) Spr.	—	—	н	—	1
C. bicuspidata (L.) Dum.	н	—	к н	—	3
C. pleniceps (Aust.) Lindb.	л	—	—	—	1
Cephaloziella arctica Bryhn et Douin.	к л н	н	к л н	к л н	17
C. grimsulana (Jack.) K. Müll.	к	—	—	к	1
Chandonanthus setiformis var. *alpinus* (Hook.) Kaal.	к	н	к л н	к л н	14
Frullania tamarisci var. *nisquallensis* (Sull.) Hatt.	—	—	—	н	1
Gymnocolea acutiloba (Schiffn.) K. Müll.	к	—	—	—	1
Gymnomitrion concinnatum Corda	к н	н	н	к	7
G. corallioides Nees	к л н	—	к л н	л н	22
Herberta adunca (Dicks.) Gray	—	н	—	—	1
Lophozia alpestris (Schleich.) Evans	к н	н	—	—	6
L. incisa (Schrad.) Dum.	к н	—	—	к	3
L. longidens (Lindb.) Macoun	к	—	—	—	1
L. wenzelii (Nees) Steph.	к н	—	—	н	3
L. obtusa (Lindb.) Evans	—	—	н	—	1
Leiocolea heterocolpa var. *harpanthoides* Schust.	к	—	—	—	1
Odontoschisma macounii (Aust.) Underw.	к н	н	—	—	6
Orthocaulis kunzeanus (Hüben.) Buch	к л	—	к н	к	7
Pellia sp.	н	—	н	н	3
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	к »	н	к н	к л	14
Plagiochila arctica Bryhn et Kaal.	» »	н	к л н	н	10
Scapania gymnostomophila Kaal.	л »	—	»	»	5
S. calcicola (Arn. et Perss.) Ingham	к	—	»	—	2
S. brevicaulis Tayl.	»	—	—	—	1
S. parvifolia Warnst.	» н	н	к	л	5
S. kaurinii Ryon	—	—	к	—	1
S. simmonsii Bryhn et Kaal.	—	—	н	н	1
S. subalpina (Nees) Dum.	н	—	—	—	1
S. spitsbergensis (Lindb.) K. Müll.	к	—	к	—	2
Sphenolobus minutus (Crantz) Steph.	к л н	н	к л н	к л н	24
S. minutus var. *grandis* (Gotsche) S. Arn.	к	—	—	л	6
Radula prolifera Arn.	—	—	н	к н	3
Tritomaria quinquedentata (Huds.) Buch	к л н	н	к »	» »	14
T. scitula (Tayl.) Jørg.	» » »	—	»	»	4
T. heterophylla Schust.	»	—	—	—	1

* Жизненные формы лишайников: к — кустистые, л — листоватые, н — накипные; тире указывает на отсутствие печеночных мхов в данных условиях.

** В этой графе указано число родов лишайников, среди которых встречен данный вид печеночника.

Cephaloziella arctica — 17, *Chandonanthus setiformis* и *Ptilidium ciliare* — 14, *Plagiochila arctica* — 10 родов. 7 видов печеночников растут среди 6—9 родов лишайников, а основное большинство (21 вид) произрастает среди 1—5 родов (табл. 2).

Мы обратили внимание на то, что на кустистых лишайниках *Sphaerophorus* и *Alectoria* развивался в массе печеночник *Chandonanthus*; на печеночнике *Gymnocolea acutiloba* развивался кустистый лишайник *Cetraria*, на *Chandonanthus* — листоватый лишайник *Asachinea*, на куртинке из смеси *Ptilidium*, *Sphenolobus*, *Chandonanthus* — листоватый лишайник *Nephroma*, на подстилке из остатков старых растений *Plagiochila* — листоватый лишайник *Parmelia*. На плотном растительном пятне, состоящем из видов *Gymnomitrion corallioides*, *G. concinnatum*, *Tritomaria quinquedentata*, *Lophozia alpestris*, *Cephalozia bicuspidata*, *Scapania calcicola*, *Pellia* sp., хорошо развивался накипной лишайник *Lecidea*. На куртинке из смеси видов *Gymnomitrion corallioides*, *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare* — накипной лишайник *Toninopsis*.

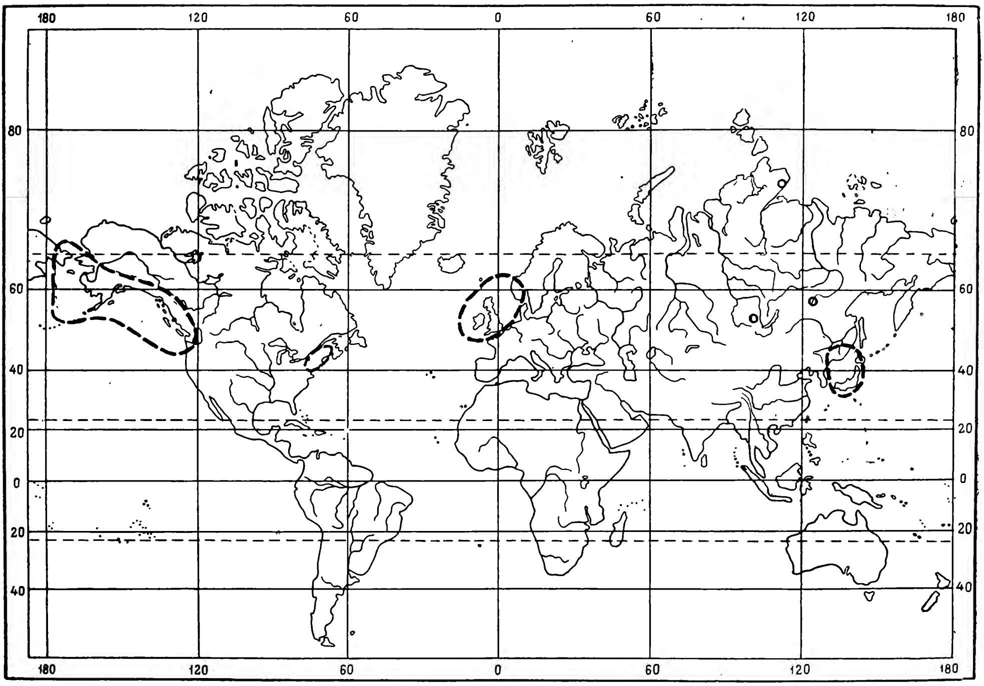
Список печеночных мхов плато Тулай-Киряка насчитывает 38 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся к одному порядку (*Jungermanniales*), 14 семействам и 21 роду — согласно системе Мюллера (Müller, 1951) (табл. 2). Наибольшим видовым разнообразием характеризуются сем. *Lophoziaceae* (8 родов, 12 видов и 3 разновидности) и сем *Scapaniaceae* (1 род, 8 видов). Во всех флористических списках арктических районов заметно видовое преимущество именно этих двух семейств. Далее следуют семейства: *Cephaloziaceae* — 3 вида, *Cephaloziellaceae* и *Marsupellaceae* — по 2 вида. Эта очередность семейств также довольно обычно встречается. Остальные семейства представлены одним видом.

Как уже упоминалось ранее, печеночники росли как примесь, чаще незначительная, среди лишайников и сопровождающих их мхов. Форма роста их обычная, т. е. в виде отдельных стеблей, небольших пучков. Изредка встречались значительные скопления в виде пятен или корочек на почве (*Gymnomitrion corallioides*, *Cephaloziella arctica*) или они образовывали растительную подстилку, на которой росли лишайники. Но последних видов очень немного (*Chandonanthus*, *Plagiochila*, *Gymnocolea*). Ряд видов отмечен только в виде единичных растений. К таковым относятся: *Tritomaria scitula*, *T. heterophylla*, *Lophozia obtusa*, *Odontoschisma macounii*, *Cephaloziella grimsulana*, *Cephalozia connivens*, *C. bicuspidata*, *C. pleniceps*. Величина растений также довольно типична и для других арктических районов — в среднем от 0.5 до 1—2 см. *Pellia* sp. росла в виде очень мелких слоевищ около 5—8 мм в диаметре.

Обычно печеночные мхи находились в вегетативном состоянии. Ряд видов отмечен с выводковыми почками: *Lophozia alpestris*, *L. incisa*, *L. longidens*, *L. wenzelii*, *Scapania gymnostomophila*, *S. calcicola*, *S. brevicaulis*, *S. parvifolia*, *S. spitsbergensis*, *Tritomaria heterophylla*. Два вида, *Lophozia alpestris* и *Cephaloziella arctica*, встречались с периантиями, а *Anthelia juratzkana* — со зрелыми коробочками.

Частота встречаемости печеночных мхов и обилие их в целом незначительны. Так, из 38 таксонов только 8 встречены более 10 раз: *Sphenolobus minutus* — 30, *Gymnomitrion corallioides* — 24, *Chandonanthus setiformis* — 18, *Tritomaria quinquedentata* — 18, *Ptilidium ciliare* — 17, *Cephaloziella arctica* — 17, *Blepharostoma trichophyllum* — 11, *Plagiochila arctica* — 10. 8 видов встречено от 5 до 8 раз, а остальные виды — от 1 до 3. Как уже отмечалось, растут печеночники в виде отдельных стеблей или маленьких пучков, поэтому говорить об их обилии трудно. Только несколько видов (*Gymnomitrion*, *Chandonanthus*, *Gymnocolea*, *Plagiochila*) иногда создают заметную массу.

Во флористическом отношении список печеночных мхов плато во многом схож со списками из других обследованных районов северо-восточного Таймыра. Проведено сравнение видового состава печеночников плато Тулай-Киряка (74°52′ с. ш.), бухты Марии Прончищевой (75°30′ с. ш.), мыса Челюскин (77°43′ с. ш.), мыса Фаддея (76°55′ с. ш.), а также с о. Большой Бегичев (74° с. ш.). Сравнение видового состава перечисленных районов показало, что 14 видов составляют постоянную основу флоры печеночных мхов. К этим видам относятся *Anthelia juratzkana*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella arctica*, *Gymnomitrion corallioides*, *G. concinnatum*, *Lophozia alpestris*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinquedentata*, *Chandonanthus setiformis*, *Ptilidium ciliare*, *Plagiochila arctica*, *Radula prolifera*, *Frullania tamarisci* var. *nisqualensis*. Кроме этих основных видов, 12 других постоянно встречаются в трех или двух перечисленных районах (обозначим их: Тулай-



Распространение печеночника *Herberta adunca.*

Киряка — Т-К, бухта Марии Прончищевой — БМП, мыс Челюскин — Чел, о. Большой Бегичев — Бег[1]):

Lophozia wenzelii, *Barbilophozia barbata* (Т-К, БМП, Бег).

Scapania gymnostomophila, *S. calcicola* (Т-К, БМП, Чел).

Arnellia fennica, *Mesoptichia sahlbergei*, *Odontoschisma denudatum* (БМП, Чел, Бег.).

Scapania simmonsii, *Tritomaria scitula*, *Gymnocolea acutiloba* (Т-К, БМП).

Solenostoma pumilum ssp. *polare* (БМП, Чел).

Lophozia incisa (Т-К, Бег).

Можно считать, что для этого северо-восточного района Таймыра и о. Большой Бегичев постоянны 26 видов печеночников. Видов, характерных только для каждого из этих районов, насчитывается: мыс Челюскин — 4, о. Большой Бегичев — 6, плато Тулай-Киряка — 14, бухта Марии Прончищевой — 15.

Наибольший интерес в списке печеночников плато Тулай-Киряка представляет вид *Herberta adunca* (Dicks.) Gray. Он считается широкораспространенным в океанической части западного побережья Европы от южной Норвегии до Шетландских островов; в Англии, Шотландии, Ирландии. Встречается также в Аппалачских горах востока Северной Америки и в океанических районах запада Северной Америки: от штата Вашингтон и Британской Колумбии до побережья Аляски; на Алеутских островах, в Японии (Schuster, 1966). В СССР *Herberta adunca* отмечен на Дальнем Востоке, в Приморском крае (Зеров, 1953); в центре Чукотского п-ова (Абрамова и др., 1980) и у Залива Креста (Шляков, 1979а, б); в Бурятской АССР, в Восточном Саяне и в Якутской АССР в верховьях р. Алдан (Абрамова, Абрамов, 1975). Нахождение вида на плато Тулай-Киряка пока самое северное из известных (см. рисунок).

---

[1] Данные, полученные по о. Большой Бегичев и опубликованные ранее (Жукова, 1977), пополнились после обработки большой коллекции лишайников и выделения из них печеночных мхов; список последних теперь составляет 30 таксонов. Дополнения будут напечатаны.

Несколько слов о найденном образце. Образец был собран в окрестностях р. Хутуда-Тари, по левому берегу, на северном склоне на высоте около 250 м над ур. м., в осоково-моховой тундре на почве среди мха *Amphidium mougeotii* (Bsg.) Schimp. и накипного лишайника из рода *Lecanora*, 8 VIII 1973, Т. Х. Пийн. Количество печеночника незначительное — несколько стеблей, растущих на почве в непосредственной близости от лишайника. Растения очень мелкие, около 1 см длиной, с темно-желто-коричневой окраской. По внешнему виду сходны со мхом *Andrea*. Кроме *Herberta adunca* в этом же образце обнаружены *Tritomaria quinquedentata*, *Cephaloziella arctica*, *Sphenolobus minutus*, *Gymnomitrion corallioides*.

Все растения были очень мелкие, в малом числе.

Нахождение двух видов *Scapania* (*S. parvifolia* и *S. brevicaulis*) на Тулай-Киряке пока самое северное для СССР.

Тип *S. parvifolia* был описан по образцу, собранному в 1911 г. Кузеновой и Прохоровым в горах Тукурингра Амурской провинции (Buch, 1932). В наше время этот вид собран с Колымского нагорья (Благодатских, Дуда, 1977), со среднего течения р. Индигирки (Афонина, Дуда, 1980), с северного побережья и из центральной части п-ова Чукотка (Абрамова и др., 1980). Он известен также из Финляндии, Норвегии, Швеции, Шотландии, о. Шпицберген, Северной Америки, Гренландии (65—70° с. ш.), Японии. По R. Schuster (1974), это редкий циркумбореальный вид, встречающийся на северном пределе хвойных лесов и в тундровой зоне.

S. brevicaulis, по-видимому, локальный или редко известный вид, исключительно с арктоальпийским распространением. Известен из Гренландии (66—69° с. ш.), Британской Колумбии, с Гудзонова залива (58°26′ с. ш.) (Schuster, 1974). По сведениям H. Buch (1932), известен был из двух мест Сибири: с Енисея, по сборам Арнелля в 1836 г., и из Амурской провинции, по сборам Максимовича в 1856 г. Вероятно, находка на Тулай-Киряка пока самая северная.

Я приношу благодарность Т. Х. Пийн за предоставленный мне материал.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. (1975). Некоторые особенности флоры печеночных мхов Дальнего Востока. В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Л. — Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й. (1980). К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. III. Нов. сист. низш. раст., 17. — Афонина О. М., Дуда Й. (1980). К флоре печеночных мхов среднего течения р. Индигирки. Нов. сист. низш. раст., 17. — Благодатских Л. С., Дуда Й. (1977). К флоре печеночных мхов верховьев р. Колымы и Охотского побережья. Нов. сист. низш. раст., 14. — Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. (1979). К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей Бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. — Жукова А. Л. (1977). К флоре печеночных мхов Арктики. Остров Большой Бегичев. Нов. сист. низш. раст., 14. — Жукова А. Л. (1979). К флоре печеночных мхов Арктики. Полуостров Челюскин. Нов. сист. низш. раст., 16. — Зеров Д. К. (1953). Три нови для флори СРСР види печіночників з Приморського краю. Бот. ж. АН УРСР, 10, 1. — Шляков Р. Н. (1979а). Печеночные мхи севера СССР, 2. Л. — Шляков Р. Н. (1979б). Новые дополнения к флоре печеночников северных районов СССР. Нов. сист. низш. раст., 16. — Buch H. (1932). Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. Comment. biol., 3. Helsingfors. — Müller K. (1951). Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). Rabenhorst′s Kryptogamen-flora von Deutschland, Osterreich u. Schweiz. Leipzig. — Schuster R. M. (1966, 1974). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America, 2, 3. New York—London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 IV 1980.

УДК 576.312.37 : 635.965.285.3

Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ALLIUM* СЕКЦИИ *OREIPRASON* ПОДРОДА *RHIZIRIDEUM* (*LILIACEAE*)

L. I. VAKHTINA, G. L. KUDRJASCHOVA.
CYTOTAXONOMICAL STUDY IN SOME *ALLIUM* SPECIES OF THE SECTION *OREIPRASON* OF THE SUBGENUS *RHIZIRIDEUM* (*LILIACEAE*)

Приведены результаты цитотаксономического исследования 5 видов рода *Allium* подрода *Rhizirideum* секции *Oreiprason*. Изученные виды относятся к трем различным группам родства: I — *Allium globosum*, *A. talassicum*; II — *A. korolkowii*; III — *A. setifolium*, *A. subtilissimum*. Исследованные виды диплоидны, с основным числом x=8. Кариотип *A. subtilissimum* изучен впервые. Морфологически близкие виды *A. globosum* и *A. talassicum* имеют сходные кариотипы.

Секция *Oreiprason* F. Herm. подрода *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo рода *Allium* L., принимаемая современными авторами в том или ином объеме (Чешмеджиев, 1972; Камелин, 1973; Чолокашвили, 1975, 1977; Егорова, 1977, и др.), объединяет виды, характеризующиеся следующими признаками: листья полуцилиндрические или плоские узколинейные, луковицы скученные, чехол двойной, семена угловатые. Рассматриваемые нами виды этой секции принадлежат к различным группам родства.

I. Чехол в 1.5—3 раза длиннее зонтика, с носиком, в 1.5—5 раз превышающим основание чехла; зонтик шаровидный или полушаровидный, многоцветковый, довольно густой; цветоножки равные, в 1.5—3 раза длиннее околоцветника. Виды: *Allium globosum* Bieb. ex Redouté, *A. talassicum* Regel.

II. Чехол немного короче зонтика, с коротким носиком, равным половине основания чехла; зонтик пучковатый, немногоцветковый; цветоножки неравные, немного короче околоцветника или равны ему. Вид: *A. korolkowii* Regel.

III. Чехол заостренный, мелкий, в 2 и более раз короче зонтика; зонтик пучковатый, малоцветковый, рыхлый; цветоножки неравные или почти равные, обычно в 2—3 раза длиннее околоцветника. Виды: *A. setifolium* Schrenk, *A. subtilissimum* Ledeb.

Материал и методика

Для кариологического исследования[1] был применен метод давленых препаратов, использованный нами в предыдущих работах (Вахтина, Кудряшова, 1977). Кариологические данные получены нами на основании изучения 15—20 метафазных пластинок каждого вида. Распределение хромосом по классам (метацентрики, субметацентрики, акроцентрики и субтелоцентрики) представляет чрезвычайно трудную задачу при небольших различиях хромосом и их плеч по величине и при изменчивости длины отдельных хромосом, а также их плеч. Источники такого варьирования длины хромосом различны, они довольно известны (Battaglia, 1956, 1957; Павулсоне и др., 1970), однако их практически невозможно учитывать при изучении кариотипа.

Неодинаковое варьирование хромосом в пределах одного и того же набора (так же, как и неодинаковое варьирование плеч у отдельной хромосомы в разных наборах) приводит безусловно к попаданию в один класс по существу различных (не гомологичных) хромосом. Естественно, в кариотипах лука легче всего выделить класс спутничных хромосом. Не возникает трудностей и при выделении классов акроцентрических и субтелоцентрических хромосом из-за малого (чаще одна пара) числа в наборе. В этих случаях идентификация происходит до измерения хромосом.

---

[1] Настоящее исследование выполнено на материале, собранном в различных районах Казахстана и Башкирии О. И. Захарьевой и Н. М. Федорончуком, которым мы приносим искреннюю благодарность.

Но при разбивке на классы метацентрических и субметацентрических хромосом использование морфологического критерия для их идентификации становится ненадежным. Измерение хромосом, определение отношения их плеч не позволяют отличить собственно метацентрические хромосомы от субметацентрических с индексом отношения плеч в пределах 1.2—1.4, не позволяют также решить, являются ли равноплечие хромосомы соседних классов, длина которых трансгрессирует, в действительности одинаковыми по величине или различными.

Отмеченные трудности обычны при составлении кариограммы. Обычно мы имеем дело лишь с классом близких по морфологии и величине хромосом, поэтому на кариограмме мы получаем сглаженные различия между отдельными хромосомами. И пока сведения о варьировании длины хромосом и их плеч в пределах набора не станут более определенными, любое построение кариограмм будет страдать некоторой произвольностью.

Результаты и их обсуждение

I группа видов. Основное большинство видов этой группы сосредоточено в высокогорьях Средней Азии (*A. kurssanovii* M. Pop., *A. filifolium* Regel, *A. tianschanicum* Rupr., *A. petraeum* Kar. et Kir. и др.). Ввиду того, что различия между видами сводятся к окраске листочков околоцветника, ширине листьев и степени их зазубренности, консистенции луковичных чешуй, границы между ними не всегда ясны и многие образцы в гербарии представляют переходные формы. В ряду этих близких видов *A. globosum* и *A. talassicum* хорошо отличаются друг от друга. Они хорошо различаются по окраске частей цветка: у *A. globosum* листочки околоцветника ярко-розовые, у *A. talassicum* — бледно-желтоватые или розовеющие; строением луковицы и луковичных оболочек: у *A. talassicum* луковица более мощная, с более грубыми оболочками. Эти виды удалены друг от друга и географически: *A. globosum* широко распространен от Южной Европы, Кавказа по степной полосе Сибири до Алтая, западной Монголии и Джунгарии, *A. talassicum* — эндемик Тянь-Шаня.

A. globosum. Собран в двух пунктах: 1) Казахстан, окрестности Усть-Каменогорска, правый берег р. Иртыш, 10 VIII 1977, № 474, Н. М. Федорончук; 2) Башкирская АССР, окрестности Стерлитамака, гора Долгая, южный склон, 16 VIII 1977, № 473, Н. М. Федорончук.

Гербарный материал тождествен образцам с Северного Кавказа, которые считаются типичными *A. globosum*, поскольку более точно locus classicus для этого вида не указан.

$2n=16$ (рис. 1, *а*). В хромосомном наборе этого вида 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом, длина которых от 10.4 до 5.7 мкм, и одна пара акроцентрических хромосом (VI), длина которых 6.7 мкм, отношение плеч 3.4 (рис. 2, *а*). Акроцентрическая хромосома является спутничной, спутник точечного типа.

A. talassicum. Наш материал скорее может быть определен как гибридная форма между *A. talassicum* и *A. petraeum* — видами, очень близкими между собой. Они различаются главным образом окраской листочков околоцветника: у *A. talassicum* они бледно-желтовато-зеленоватые, иногда розоватые, с неясной жилкой, у *A. petraeum* — бледно-желтые, с резко выраженной зеленоватой жилкой. У нашего образца листочки околоцветника розоватые, как у *A. talassicum*, и жилки хорошо выраженные, зеленоватые, как у *A. petraeum*. Ареал *A. petraeum* — Тарбагатай, Джунгарский Алатау; Прибалхашье, Тянь-Шань (Заилийский Алатау, Чу-Илийские горы). *A. talassicum* приводится для Тянь Шаня (Заилийского

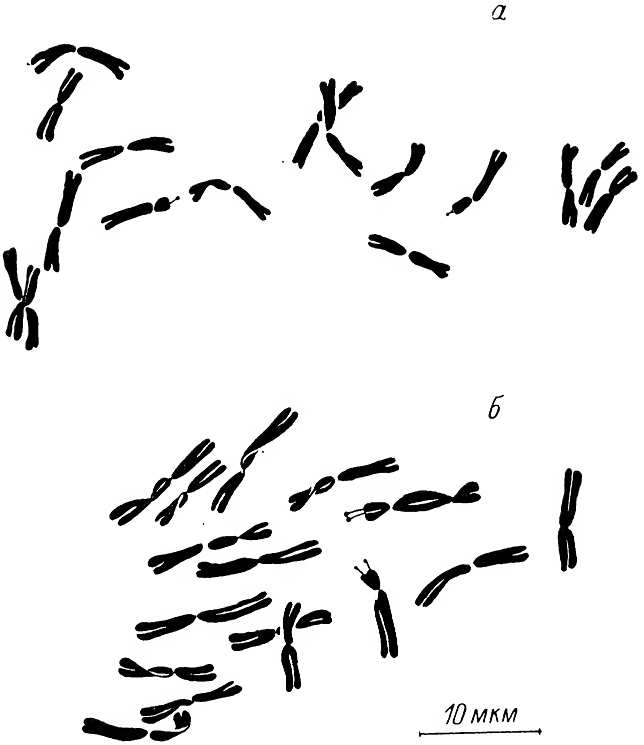


Рис. 1. Метафазные пластинки из кончиков корней видов рода *Allium*.
а — *A. globosum*, *б* — *A. talassicum*.

Алатау, Каратау, Таласского Алатау, Чу-Илийских гор). Таким образом, ареалы двух близких видов перекрываются в Заилийском Алатау, Чу-Илийских горах и, по-видимому, на западных отрогах Джунгарского Алатау, откуда и был собран наш материал. В районах распространения обоих видов вполне возможны гибридные формы.

Пункт сбора материала: Казахстан, Талды-Курганская обл., Панфиловский р-н, окрестности Сарыбель, в расщелине скалы, 17 VII 1978, № 534, О. И. Захарьева.

2n=16 (рис. 1, *б*). 7 пар метацентрических и субметацентрических и одна пара акроцентрических хромосом составляют набор этого вида. Длина хромосом набора от 9.6 до 6.4 мкм (рис. 3, *б*), отношения плеч 1.0—1.4 у класса метацентрики—субметацентрики. Акроцентрическая пара (V, отношение плеч 2.8) является спутничной. Спутник точечного типа.

II группа видов. *A. korolkowii*. Этот вид описал Э. Л. Регель в 1875 г. из Центрального Тянь-Шаня (Regel, 1875). Однако еще раньше, в 1842 г., Г. С. Карелин и И. П. Кирилов (Karelin, Kirilow, 1842) отмечали его как разновидность вида *A. oliganthum* Kar. et Kir., обозначив ее как *A. oliganthum* β. *elongatum* Kar. et. Kir. В действительности же *A. korolkowii* (=*A. oliganthum* β. *elongatum*) — вид, даже не близкий *A. oliganthum*. Последний рассматривается современными авторами в составе секции *Schoenoprasum* Koch (Егорова, 1977). Регель (1876) привел свой новый вид *A. korolkowii* и разновидность *A. oliganthum* β. *elongatum* как независимые таксоны. Впоследствии это послужило причиной того, что при установлении тождества *A. korolkowii* с *A. oliganthum* β. *elongatum* первый вид относили к *A. oliganthum* или считали близким ему видом

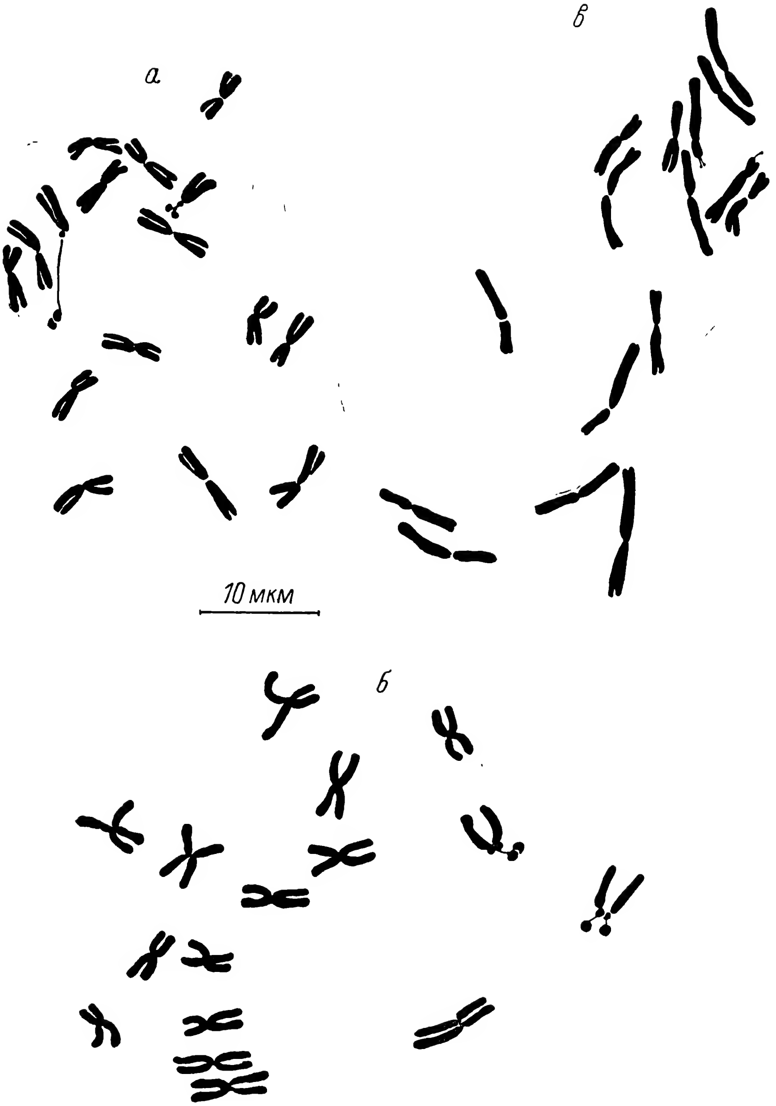


Рис. 2. Метафазные пластинки из кончиков корней видов рода *Allium*.
а — *A. korolkowii*, *б* — *A. setifolium*, *в* — *A. subtilissimum*.

(Голоскоков, 1963), что нашло отражение в синонимике (Введенский, 1935; 1971; Павлов, Поляков, 1958).

Действительные родственные связи *A. korolkowii* не вполне ясны. По внешнему облику, соцветию, строению цветка он похож на *A. teretifolium* Regel, с которым его сближали А. И. Введенский (1935, 1971), а затем В. Г. Цаголова (1974), однако *A. korolkowii* отличается от *A. teretifolium* цельными блестящими луковичными оболочками. У *A. teretifolium* оболочки луковиц сетчатые, на основании чего он и помещен в другую секцию *Reticulato-bulbosa* R. Kam. и сближается с видами *A. inconspicuum* Vved., *A. barsczewskii* Lipsky, а не с *A. korolkowii* (Егорова, 1977). С видами секции *Oreiprason A. korolkowii* также не обнаруживает близкого родства. Можно отметить только большое сходство в строении цветка этого вида и *A. setifolium*.

Распространен *A. korolkowii* в Средней Азии и Кашгарии. Материал для исследования собран в Казахстане: Джамбульская обл., Чиликский р-н, горы Турайгыр, 10 VII 1978, № 537, О. И. Захарьева.

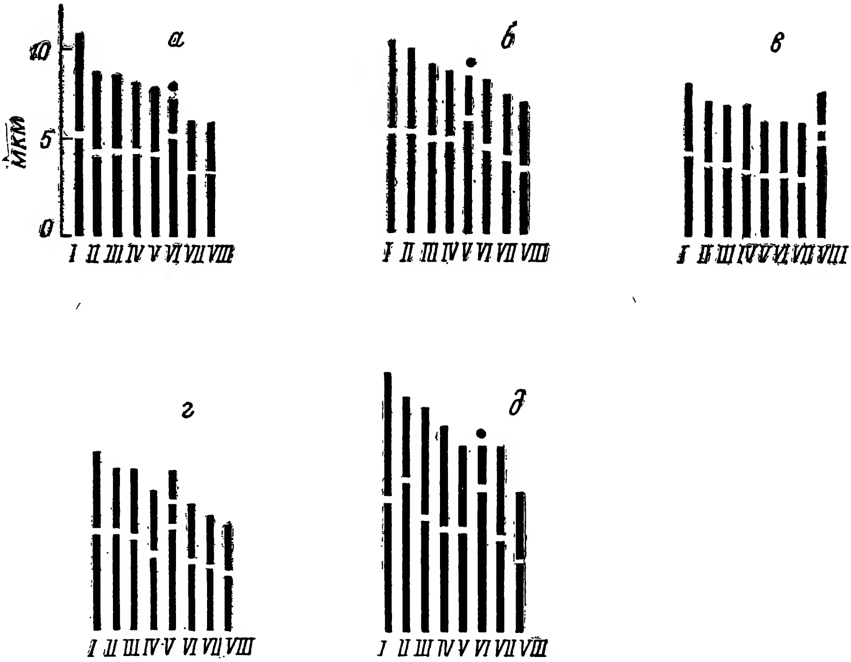


Рис. 3. Кариограммы видов секции *Oreiprason* рода *Allium*.

а — *A. globosum*, *б* — *A. talassicum*, *в* — *A. korolkowii*, *г* — *A. setifolium*, *д* — *A. subtilissimum*.

2n=16 (рис. 2, *а*). Хромосомный набор этого вида состоит из 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом длиной от 7.6 до 5.4 мкм и одной пары (VIII) субтелоцентрических спутничных хромосом, длина которых 5.2 мкм (рис. 3, *в*). Спутники длиной 1.6 мкм превышают по величине очень маленькое короткое плечо, к которому они прикрепляются.

III группа видов. Виды *A. setifolium* и *A. subtilissimum*, объединенные нами в одну группу по признакам, приведенным выше, имеют сходный внешний облик, однако различны по строению цветка и оболочкам луковиц.

A. setifolium — вполне обособленный вид в секции по совокупности морфологических признаков. Как уже говорилось, по строению цветка он близок к *A. korolkowii*. Распространен в Средней Азии и Кашгарии. Материал собран в Казахстане: Джамбульская обл., Чиликский р-н, горы Сюгаты, 15 VII 1978, № 526, О. И. Захарьева.

2n=16 (рис. 2, *б*). В хромосомном наборе имеется 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом длиной от 8.9 до 4.9 мкм (рис. 3, *г*) и одна пара резко акроцентрических хромосом. Эта пара является спутничной. Спутничная хромосома занимает пятое место в кариограмме, отношение плеч в пределах 5.5. Спутник довольно крупный, более 1 мкм.

A. subtilissimum. Вид близок к кавказским видам родства *A. daghestanicum* Grossh. Распространен в Прибалхашье, Джунгарии, Тарбагатае, Западной Сибири.

Исследованный образец собран в Казахстане: окрестности Усть-Каменогорска, правый берег Иртыша, 10 VIII 1977, № 477, Н. М. Федорончук.

2n=16 (рис. 2, *в*). В хромосомном наборе этого вида имеется 6 пар метацентрических хромосом (I, III, IV, V, VII и VIII), одна пара субметацентрических (II) и одна пара акроцентрических хромосом (VI). Длина хромосом от 13.1 до 6.7 мкм. Отношение плеч у II пары 1.9, у акроцентрической — 3.4 (рис. 3, *д*). Акроцентрическая пара — спутничные хромосомы; спутник точечного типа.

Изученные нами виды имеют 2n=16, все они диплоидны, с основным числом x=8.

Кариотип *A. subtilissimum* изучен впервые нами. Следует отметить несколько бо́льшую общую длину хромосом набора у этого вида, а также и бо́льшую относительную длину — самая длинная хромосома набора превышает самую короткую в 2 раза (см. таблицу), тогда как для 16-хромосомных видов лука относительная длина колеблется в пределах 1.4—1.5 мкм, как у *A. talassicum* и *A. korolkowii*. *A. setifolium* и *A. korolkowii* имеют более мелкие хромосомы, а также характеризуются резко асимметричной спутничной хромосомой, к короткому плечу которой прикреплен спутник, превышающий по величине это плечо. *A. globosum*, *A. talassicum*, *A. subtilissimum* — виды с более крупными хромосомами, в своих наборах имеют менее асимметричные спутничные хромосомы со спутником точечного типа.

Некоторые кариологические параметры изученных видов *Allium*

Вид	Средняя длина хромосом, мкм	Отношение длины I/VIII хромосом	Общая длина хромосом набора, мкм
Allium globosum	7.5	1.8	60.2
A. talassicum	8.1	1.5	65.0
A. korolkowii	6.1	1.5	49.5
A. setifolium	6.9	1.8	55.1
A. subtilissimum	10.1	2.0	81.4

Наши данные по особенностям кариотипов в основном совпадают с данными Л. И. Вахтиной (1965). Следует, однако, отметить некоторые различия в кариограммах изученных нами видов. В хромосомном наборе *A. setifolium*, изученном нами, спутничная хромосома занимает пятое место в кариограмме, тогда как в хромосомном наборе, изученном ранее, она была восьмой по величине, но ее морфология и величина спутника в обоих наборах одинаковы. В хромосомном наборе *A. globosum* мы обнаружили 16 хромосом. Такое же число для этого вида сообщалось ранее (Вахтина, 1965), однако данные других авторов (Delay, 1947; Ved Brat, 1965) свидетельствуют о наличии тетраплоидного набора (2n=32) у *A. globosum*. В хромосомном наборе этого вида, изученном ранее Л. И. Вахтиной, в группе метацентрических-субметацентрических хромосом хорошо различается III, наиболее асимметричная хромосома с отношением плеч 1.7. В нашем материале наблюдалась меньшая асимметрия субметацентрических хромосом, так что идентификация какой-либо субметацентрической хромосомы оказалась невозможной. Мы также отметили меньшую асимметрию спутничных хромосом в наборе *A. globosum*. В хромосомным наборе *A. talassicum* наблюдается бо́льшая асимметрия спутничных хромосом (2.8) по сравнению с набором (1.7) *A. talassicum*, изученным ранее, так что спутничная хромосома попадает в класс акроцентриков, а не субметацентриков, как это было ранее. Полученные нами данные о кариотипе *A. korolkowii* хорошо согласуются с описанием кариотипа этого вида в работе Л. И. Вахтиной.

Некоторые расхождения в строении кариотипов изученных нами видов с данными, полученными ранее, касаются главным образом местоположения в кариограмме или разной степени асимметрии отдельных хромосом. Наши наблюдения позволяют отметить некоторое непостоянство показателя «отношение плеч» в классе метацентрических—субметацентрических хромосом, а также некоторое варьирование величины отдельных хромосом набора, из-за чего они могут занимать разные (чаще соседние) места в кариограмме. Отмеченные нами различия отдельных хромосом наборов, исследованных в разное время, не нарушают их сходства по основным параметрам, а изученные таксоны безусловно относятся к одним и тем же видам.

Мы сравнили кариотипы изученных видов с кариотипами близкородственных видов, исследованных ранее. Проведенный сравнительно-кариологический анализ показывает близость кариотипов *A. globosum* и *A. talassicum* (рис. 3, *а*, *б*). Кариологически близки им также *A. petraeum*, *A. tianschanicum*, *A. filifolium* (Вахтина, 1965; Вахтина и Кудряшова, 1977). Кариотипы этой группы видов имеют метацентрические и субметацентрические со слабой степенью асимметрии хромосомы; неравноплечих хромосом — одна пара, это в основном акроцентрические (у *A. filifolium* субметацентрическая) спутничные хромосомы, не самые малые в наборе (V—VII); спутники точечного типа. Близкий к ним *A. marschallianum* Vved., изученный нами из Крыма (Вахтина, Кудряшова, 1978), отличается сравнительно крупными хромосомами (до 16.5 мкм), что указывает на его видовую обособленность, хотя по морфологии хромосом его также следует отнести к этой группе видов.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Цитотаксономическое исследование пяти видов лука секции *Oreiprason* показало, что все они диплоидны, с основным числом x=8, однако по морфологии и длине хромосом изученные виды неодинаковы.

2. Изученный впервые кариотип *A. subtilissimum* имеет 6 пар метацентрических хромосом, одну пару субметацентрических и одну пару акроцентрических спутничных хромосом; спутник точечного типа. Следует отметить бóльшую величину хромосом этого вида, а также бóльшую относительную длину его хромосом (I/VIII).

3. Все изученные нами виды кариологически отличаются по таким признакам, как общая и относительная длина хромосом, строение спутничной хромосомы, местоположение ее в кариограмме (рис. 3).

4. Виды близкого родства имеют сходные кариотипы. Так, *A. globosum* и *A. talassicum* кариологически близки как между собой, так и с *A. petraeum*, *A. tianschanicum* и *A. filifolium*, входящими в эту же группу родства.

ЛИТЕРАТУРА

Вахтина Л. И. (1965). Сравнительно-кариологическое исследование некоторых видов лука секции *Rhizirideum* Don. Бот. ж., 50, 3. — Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л. (1977). Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* L. в Казахстане. Бот. ж., 62, 4. — Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л. (1978). Цитотаксономические заметки о некоторых крымских видах рода *Allium* L. (*Liliaceae*). Бот. ж., 63, 5. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium* L. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л. — Введенский А. И. (1971). Род *Allium* L. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 2. Ташкент, Фан. — Голосков В. П. (1963). *Allium korolkovii* Regel. В кн.: Список раст. Герб. фл. СССР, 15. М.; Л., Изд. АН СССР. — Егорова Т. В. (1977). Род *Allium* L. В кн.: Растения Центральной Азии, 7. Л., Наука. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Павлов Н. В., Поляков П. П. (1958). Род *Allium* L. В кн.: Флора Казахстана, 2. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Павулсоне С. А., Иорданский А. Б., Гиндилис В. М. (1970). Сравнительный морфометрический анализ хромосом *Allium cepa* L. и *Allium fistulosum* L. Генетика, 2. — Регель Э. (1876). Туркестанская флора. Изв. Общ. любит. естествозн., антроп., этногр., 21, 2. — Чешмеджиев И. В. (1972). Цитотаксономическое исследование видов родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. флоры Болгарии. Автореф. канд. дис., Л. — Чолокашвили Н. Б. (1975). К изучению системы рода *Allium* L. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 31. — Чолокашвили Н. Б. (1977). Обзор системы кавказских представителей рода *Allium* L. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 34. — Цаголова В. Г. (1974). К систематике секции *Rhizirideum* G. Don рода *Allium* L. в Казахстане. Бот. мат. (Алма-Ата), 8. — Battaglia E. (1956). Filogenesi de del cariotipo nel genera *Urginea* I—III: *Urginea maritima* (L.) Baker, *U. fugax* (Moris) Steinh. e *U. undulata* (Desf.) Steinh. Caryologia, 9. — Battaglia E. (1957) *Allium ascalonicum* L., *A. fistulosum* L., *A. cepa* L., analisis cariotipion. Caryologia, 10, 1. — Delay C. (1947). Récherches sur la structure de noyaux quiescents chez les Phanérogames. Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég., 10, 1—4. — Hermann F. (1945). Sections and subsections of the genus *Allium* (translated by Edith K. Cash). Herbertia, 12. — Karelin G., Kirilow I. (1842). Enumeratio plantarum in desertis Songoriae Orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum. Bul. Soc. Nat. Moscou, 15, 3. — Regel E. (1875). Alliorum adhuc cognitorum monographia. Acta Horti Petropol., 3, 2. — Sharma Ved Brat. (1965). Genetic systems in *Allium*. Chromosome variation. Chromosoma (Berlin), 16.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 X 1979.

УДК 581.84+581.4 : 582.572.4

Г. Г. Оганезова

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *IXIOLIRION TATARICUM* SSP. *MONTANUM*

G. G. OGANEZOVA. ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL STUDY IN *IXIOLIRION TATARICUM* SSP. *MONTANUM*

Выявленные особенности онтогенеза плодов и семян *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* могут быть использованы в работе по систематике семейств *Liliaceae* и *Amaryllidaceae*. Три морфологических типа листьев характеризуются соответствующей анатомической структурой. Своеобразно складывается стела стебля — только в зоне узлов крупных нижних листьев она напоминает типичную атактостелу, тогда как выше и ниже этой зоны стела представлена двумя кругами проводящих пучков. Особенности строения проводящей системы *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* позволяют представить возможный путь перестройки эвстелы в атактостелу. Водопроводящие элементы в ксилеме корня и стебля иксиолириона горного — это чрезвычайно удлиненные своеобразные трахеальные элементы, представляющие собой переходную форму от трахеид к сосудам.

Приступая к работе с иксиолирионом горным, было решено провести изучение растения в целом, с тем чтобы как можно полнее выявить закономерности и особенности его морфогенеза и в дальнейшем исследовании использовать их, а не отдельные признаки растения. Это вызвало необходимость подробного анатомо-морфологического описания, приводимого в статье.[1] Объектом исследования были растения с участка «Флора и растительность Армении» Ботанического института АН АрмССР, любезно предоставленные Н. В. Мирзоевой, а также живой и гербарный материалы, собранные в различных районах Армении.

Ixiolirion tataricum (Pall.) Herb. ssp. *montanum* (Labill.) Takht. обычно включается в состав сем. *Amaryllidaceae*, хотя во «Флоре Еревана» (Тахтаджян, Федоров, 1972) он внесен в состав сем. *Liliaceae*. Это многолетнее клубнелуковичное растение. Поскольку достаточно подробное описание его морфологии приводится во «Флоре СССР» (т. 4, 1935), мы ограничились только описаниями, необходимыми в настоящей работе.

Основания прицветных листьев верхушечных цветков охватывают половину диаметра стебля. У этих листьев широкий пленчатый край. Пластинка листа резко переходит в удлиненное нитевидное зеленое заострение; она не отгибается, направлена вверх, так что нижняя сторона листа оказывается лучше освещенной. Прицветные листья средней части стебля имеют более широкую пластинку, их пленчатый край значительно у́же, переход к нитевидной верхушке более постепенный. Судя по гербарным образцам и наблюдениям в природе, в самом основании стебля развиваются один

---

[1] Некоторые сведения по анатомии иксиолириона горного приводятся в работе З. Т. Артюшенко (1970).

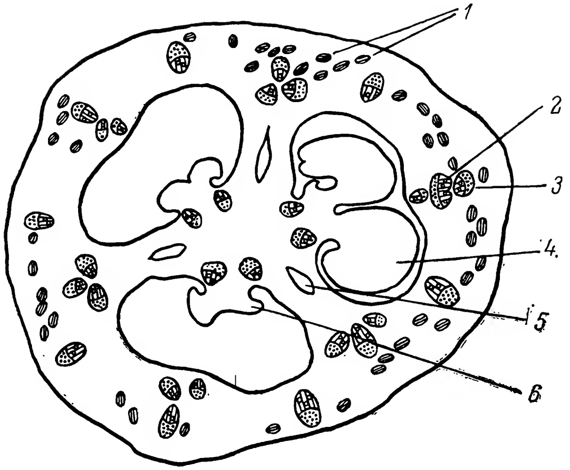


Рис. 1. Строение завязи *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* (схема).

1 — идиобласты с рафидами, *2* — ксилема, *3* — флоэма, *4* — семязачаток, *5* — щель, *6* — плацента.

бесцветный пленчатый лист и от 2 до 4 (редко 6) линейных длинных листьев. Нижние листья обычно имеют такое же заострение, как и верхние, иногда бывают туповатыми, с узким пленчатым краем, со стеблеобъемлющим влагалищем. Два самых нижних зеленых листа и пленчатый лист отходят от донца клубнелуковицы; основания зеленых листьев образуют две ее сочные чешуи. Клубнелуковица покрыта несколькими бурыми сухими чешуйками, каждая из которых представляет собой две слипшиеся отмершие чешуи прошлых лет. На клубне (здесь и далее термин «клубень» употребляется для обозначения утолщенной нижней части стебля, без чешуек, отходящих от его донца) развиваются две почки возобновления — одна ближе к верхушке, другая — к донцу (Ахвердов, 1956; Артюшенко, 1965, 1970). Из последней обычно развивается растение следующего года вегетации, а верхушечная почка отмирает. В пазухах формируются на столонах луковицы-детки. Это своеобразные спящие почки, которые в течение нескольких лет не трогаются в рост.

Анатомическое исследование

На поперечном срезе в каждом гнезде завязи заметна невысокая плацента с двумя анатропными семязачатками (рис. 1). На продольном срезе видно, что семязачатки сидят вдоль колонки, под небольшим углом к ней. Семязачатки с двумя интегументами; проводящий пучок, связывающий семязачаток с завязью, начинается в основании плаценты и проходит через весь фуникулус. Он сохраняется и в зрелом семени. В завязи, кроме проводящих пучков колонки, есть проводящие пучки наружной стенки: по 3 сближенных пучка напротив каждой перегородки (изредка, кроме трех крупных пучков, там бывает еще 1—2 маленьких); в центре наружной стенки каждого гнезда развивается сложно ориентированная группа пучков; кроме нее, в стенке каждого гнезда есть еще 2 латеральных пучка. В перегородках завязи близ колонки развиваются узкие щели, свидетельствующие о неполном срастании плодолистиков. Изучение проводящей системы цветка показало, что пучки колонки представляют собой следы синтетических пучков столбика и семязачатков, а пучки наружной стенки завязи являются следами синтетических проводящих пучков, образующихся в основании тычинок и листочков.

Эпидерма наружной стенки завязи представлена изодиаметрическими клетками с утолщенными тангентальными стенками. Наружные 9—10 рядов мезофилла — тонкостенная паренхима с небольшими межклетни-

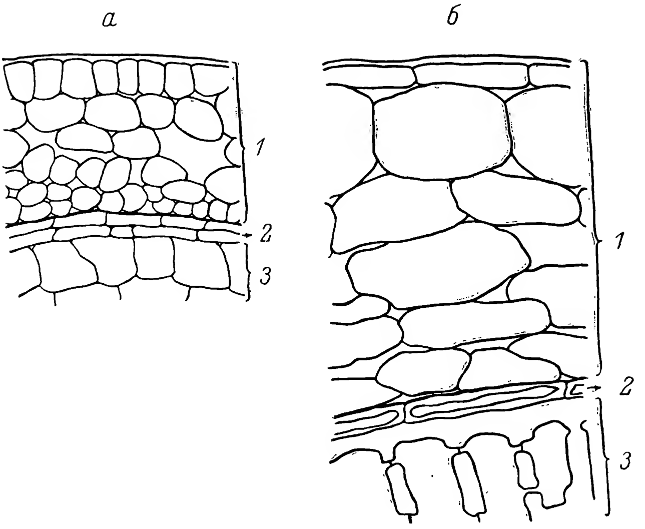


Рис. 2. Семенная кожура *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*.

а — семенная кожура в начале развития, *б* — зрелая семенная кожура. *1* — наружный интегумент, *2* — внутренний интегумент, *3* — эндосперм.

ками, среди которой часто встречаются более крупные идиобласты с рафидами. Следующие 3 ряда клеток заметно мельче и содержат зерна крахмала.[2] Подобные крахмалоносные клетки образуют обкладку пучков наружной стенки завязи. Самые внутренние 3 ряда клеток — тангентально вытянутые, с четко выраженными ядрами. Внутренняя эпидерма со слегка утолщенной внутренней стенкой.

По мере вызревания плода в стенке завязи происходят следующие изменения. Идиобласты становятся крупнее, резче выделяясь в массе паренхимы; увеличивается утолщение тангентальных стенок наружной эпидермы и внутренней стенки внутренней эпидермы. Латеральные пучки здесь представлены не одним, а группой из трех проводящих пучков, расположенных полукругом. В сухой оболочке зрелого плода хорошо сохраняется только наружная и внутренняя эпидерма с их утолщенными стенками, паренхима между ними сильно сминается, разрушается, образуя схизолизигенные полости, все клетки отмирают, рафид нет.

Семенная кожура образуется из двух интегументов. Наружный интегумент в начале своего развития (рис. 2, *а*) состоит из 5—6 слоев клеток (в районе пучка за счет фуникулуса число слоев увеличивается до 10, не считая клеток самого пучка). Клетки эпидермы слегка вытянуты в радиальном направлении, тонкостенные, второй ряд состоит из крупных, прямоугольных, плотно сомкнутых клеток; округлые клетки паренхимы 3-го и 4-го (иногда и 5-го, если он есть) рядов имеют большие межклетники. Внутренняя эпидерма наружного интегумента — сомкнутый ряд изодиаметрических паренхимных клеток с хорошо выраженным кутикулярным покрытием. Внутренний интегумент состоит из двух слоев тонкостенных тангентально вытянутых клеток. На ранних этапах развития семени начинает формироваться эндосперм, клетки его почти квадратные, с тонкими стенками, содержат большое количество крахмала. В зрелом семени (рис. 2, *б*) число слоев наружного интегумента не меняется. Клетки наружной эпидермы трансформируются в тангентально вытянутые, с утолщенной наружной стенкой, они заполнены темным содержимым, так что клеточная структура этого слоя обнаружилась только после обработки жавелевой водой. Клетки субэпидермального слоя очень увеличиваются в размерах, почти лишены межклетников. Процесс укрупнения и удлинения в тангентальном направлении происходит и во всех остальных слоях. Кутикулярная прослойка между двумя интегументами сохраняется. Во внутреннем интегументе остается только один ряд клеток, которые сильно вытянуты в тангентальном направлении, с сильно утолщенными стенками и тонкими внутренними перегородками. Тип эндосперма такой же, как у всех лилейных, — основная масса запасных веществ сосредоточена в утолщениях (вероятно, гемицеллюлозных) клеточных стенок, с многочисленными порами. Клетки заполнены жиром и белком.[3] Крахмал присутствовал только в клетках, непосредственно граничащих с зародышем. Сходные особенности, по данным З. П. Бочанцевой (1962) и Т. Ф. Петровой (1977), присущи фритилляриям, тюльпанам и лилиям.

---

[2] Содержание крахмала во всех тканях проверено реакцией на I+KI.

На побеге иксиолириона горного выделяются три морфологических типа листьев, отличающихся друг от друга и анатомически. Различия, вероятно, связаны с их разной функцией: ассимилирующей у нижних листьев и защитной у верхних.

Прицветный лист верхушечных цветков в средней части имеет 8—9 слоев клеток, тогда как его бесцветный пленчатый край образуется только двумя эпидермальными слоями. Лист амфистоматический. Верхняя эпидерма состоит из многоугольных вытянутых клеток со слегка изогнутыми стенками, которые утолщены и пронизаны многочисленными порами по периклинальным стенкам. По терминологии, принятой для двудольных, устьица парацитные (4 клетки, а иногда их больше, расположены параллельно оси устьица), их насчитывается около 200 на 1 мм^2. Первые 3—4 ряда субэпидермальных клеток — тонкостенная хлоренхима с извилистыми стенками, небольшими межклетниками. Клетки здесь вытянуты в продольном направлении и как бы смяты. Следующие 2—3 ряда клеток — округлая тонкостенная паренхима, почти без межклетников. В толще хлоренхимы встречаются многочисленные идиобласты с рафидами и проводящие пучки, в которых объем флоэмы больше, чем ксилемы. В хлоренхимной обкладке центрального пучка бывает несколько клеток с утолщенными стенками, пронизанными порами. Антиклинальные стенки толще периклинальных. Устьица с Т-образными, очень четко выраженными утолщениями, их около 250 на 1 мм^2. На самом краю листа развиваются выпячивания эпидермы — сосочки. Таким образом, на внутренней структуре отражается особенность морфологии этого листа, когда нижняя эпидерма фактически выполняет функцию верхней.

Толщина мезофилла прицветного листа в средней части стебля — 11, 12 рядов. Он отличается от верхушечного листа тем, что у него субэпидермально располагается ряд клеток, который можно назвать невысокой палисадной тканью. Ее клетки не образуют плотно сомкнутого слоя, имеют межклетники. Следующие 8—9 рядов — обычная паренхима с идиобластами и проводящими пучками. Мелкие пучки имеют хлоренхимную, крупные — механическую обкладку, которая доходит до нижней эпидермы, образуя выпуклость жилки. На эпидерме жилок встречаются сосочковидные выпячивания, как на краю листа, который здесь значительно уже. В основании листа, где его наружная, адаксиальная поверхность не освещается, происходят незначительные изменения в его структуре — не выделяется слой палисадной ткани, вся хлоренхима представлена одинаковыми изодиаметрическими клетками с небольшими межклетниками, иногда часть рядов под верхней эпидермой слегка сминается. Механическая обкладка пучков не доходит до эпидермы, край листа более широкий. Сложившаяся структура очень сходна со структурой верхнего прицветного листа.

Нижние листья имеют 13 рядов клеток. Клетки эпидермы крупнее клеток верхних листьев, по форме почти прямоугольные, с прямыми, слабоутолщенными стенками (только антиклинальные перегородки утолщены немного больше). Поры в верхней эпидерме практически отсутствуют.

---

[3] Содержание белка проверено реакцией — раствор сулемы с бромфеноловым синим; содержание жира проверено окрашиванием смесью судан 3+судан 4.

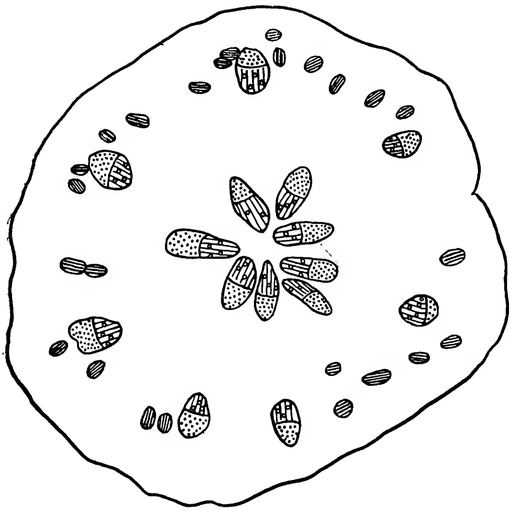


Рис. 3. Строение цветоножки *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* (схема).

Устьиц около 300 на 1 мм^2. Клеточная стенка нижней эпидермы с порами, число устьиц — около 200 на 1 мм^2. Субэпидермальные слои состоят из невысокой и неплотной палисадной ткани, остальные ряды — из обычной для *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* хлоренхимы с идиобластами и проводящими пучками. У крупных пучков обкладка механическая, двусторонне-секущая, с сосочками на жилках. Край листа узкий, со значительным развитием склереид. Строение в основании листа сходно со строением прицветного листа.

Чтобы понять специфику структуры стелы иксиолириона горного, важно было проследить ход пучков от цветка до донца клубнелуковицы.

В цветоножке, непосредственно под цветком, формируется структура стелы, которая сохраняется почти на всем протяжении стебля — проводящие пучки укладываются в два круга — периферический, который связан с проводящими пучками наружной стенки завязи (следы проводящих пучков стенки), и центральный — следы проводящих пучков колонки. Это особенно четко доказывается наложением схем завязи и цветоножки под цветком (рис. 3). Из других особенностей следует отметить крахмалоносное влагалище (рис. 4), образуемое 1—2 рядами клеток, находящихся между и вокруг проводящих пучков периферического кольца. Этот слой связан с крахмалоносными клетками внутренних слоев наружной стенки завязи, что служит еще одним доказательством связи проводящих пучков стенки завязи с периферическими пучками цветоножки. Наличие подобного слоя, вероятно, является свидетельством былой активности ферментных систем этого участка. Это доказывается наблюдениями процессов, происходивших в цветоножке: чуть ниже описываемого участка в месте крахмалоносного влагалища заметны следы интенсивного деления клеток и формирования сплошного кольца механической ткани (рис. 5). Преемственность между этими тканями очевидна — одновременно с наличием характерных многогранных клеток механических волокон (еще тонкостенных, но уже с включениями лигнина в клеточной стенке)сохраняется в непосредственном контакте с ними часть крахмалоносных клеток, кроме того, встречаются волокна с остатками крахмального содержимого.

Обычно точка роста однодольных описывается следующим образом: зона активного деления в конусе нарастания может быть очень широкой с маленькой сердцевиной, кора очень узкая или отсутствует. В этом активно делящемся слое начинают дифференцироваться пучки прокамбия. По О. В. Баранецкому (1897), направление дифференциации пучков при этом не всегда центробежное. Чаще пучки появляются в центростремительном или же встречается смешение обоих направлений дифференциации. У нас создалось впечатление, что у иксиолириона горного в этой активно делящейся зоне дифференцируются не один круг прокамбия, как это бывает у двудольных, и не несколько, как это описывается для однодольных, а два — один ближе к периферии образовательного кольца, второй — ближе к сердцевине. Дифференциация второго круга пучков может быть стимулирована очень ранней закладкой крупного соцветия.

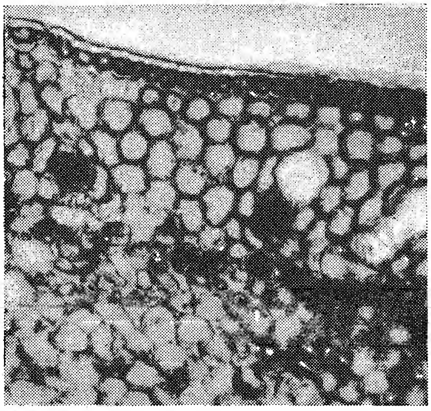


Рис. 4. Крахмалоносное влагалище в цветоножке *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*.

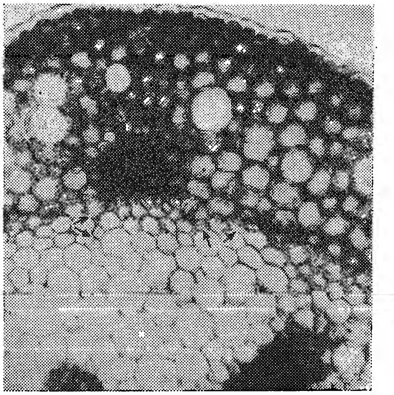


Рис. 5. Формирование механического влагалища в цветоножке *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*.

Стрелками указаны клетки с остатками крахмала.

Эпидерма цветоножки образована изодиаметрическими клетками с утолщенными тангентальными стенками, кора состоит из 5 рядов округлых паренхимных клеток с небольшими межклетниками, в массе которых выделяются идиобласты с рафидами. Между наружным и внутренним кругами проводящих пучков развивается тонкостенная паренхима, клетки которой ничем не отличаются от клеток коры. В средней части цветоножки эти клетки становятся значительно крупнее клеток коры.

Структура стебля под соцветием мало отличается от структуры цветоножки в ее средней части. Можно только отметить, что в клетках эпидермы утолщена только наружная стенка; часть клеток коровой паренхимы со слегка извилистыми стенками; число пучков как в периферическом, так и в центральном кругах значительно увеличивается; над флоэмой отдельных пучков развиваются небольшие скопления механических волокон. Механическое влагалище значительно шире. Число идиобластов с рафидами уменьшается, особенно в средней и нижней частях стебля. Это строение сохраняется по всей длине стебля вплоть до его нижней части, где развиваются 4—5 самых крупных ассимилирующих листьев.

Интересно строение узла *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*. Узлы прицветных и нижних листьев немного различаются. В узел прицветного листа первыми входят проводящие пучки пазушных цветков, и они сразу же включаются в систему проводящих пучков внутреннего круга. В основном это пучки центрального круга цветоножки, а проводящие пучки периферического круга почти все иссякают и не доходят до стелы стебля. Вслед за следами пучков цветка начинают проходить проводящие пучки прицветного листа. В систему пучков внутреннего круга проходит только самый крупный центральный проводящий пучок (рис. 6), все остальные латеральные пучки сливаются с пучками периферического круга. При этом, если вхождение цветоножки в стелу стебля происходит быстро, на протяжении 1—2 мм, то вхождение следа листа очень растянуто; центральный пучок, который проходит во внутренний круг пучков, значительно уменьшается в размерах и иногда иссякает, не доходя до него. Таким образом, все пучки стебля — периферические и внутренние — синтетические и заключают в себе множество проводящих пучков следов листьев и цветков.

В основании стебля, там, где сосредоточены наиболее крупные ассимилирующие листья, происходят некоторые изменения в строении стебля: усиливается его паренхиматизация — механическое влагалище замещается несколькими слоями мелкоклеточной паренхимы; проводящие пучки

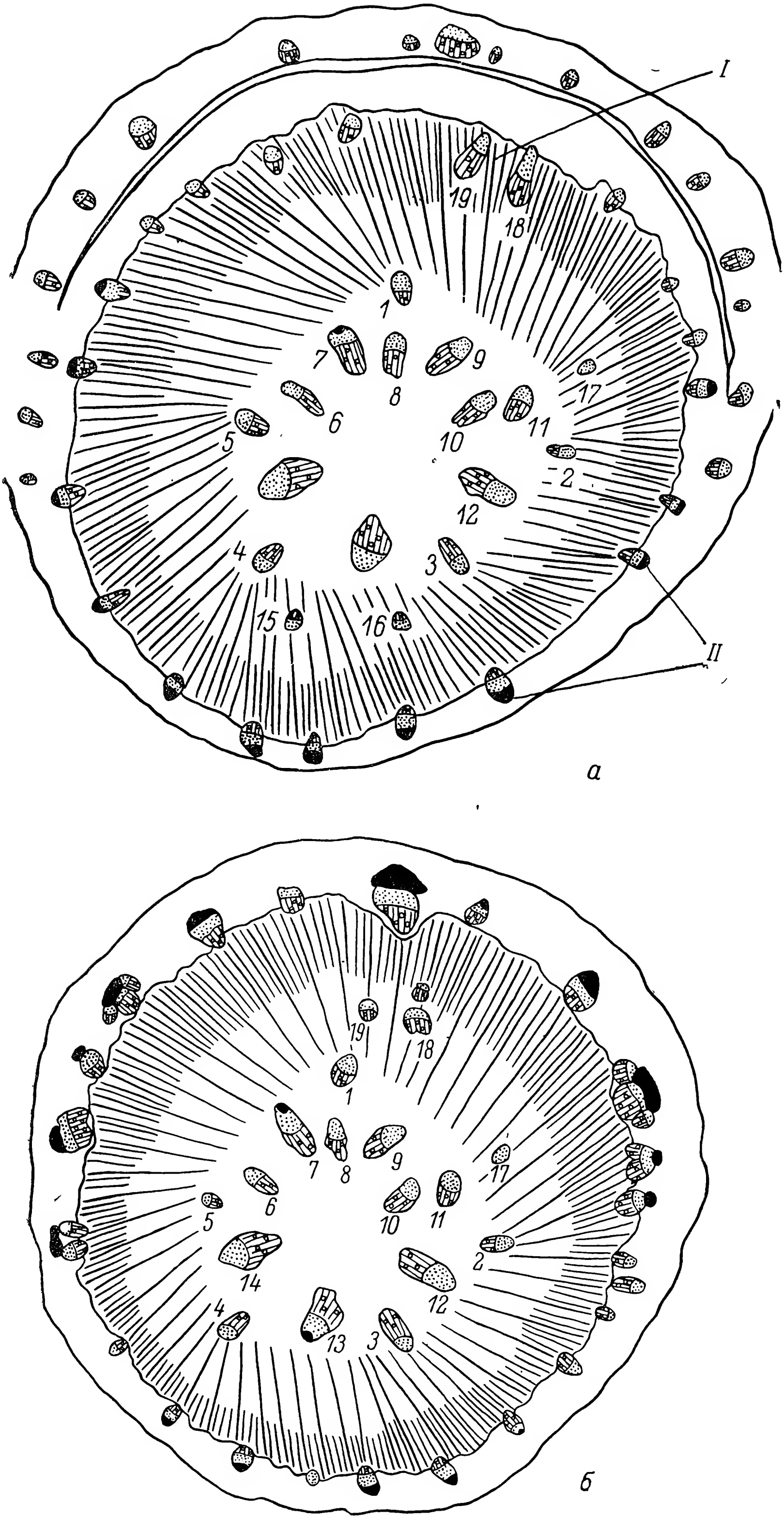

I
19
18
1
7
8
9
17
6
5
10
11
2
12
4
3
15
16
II
а
19
18
1
7
8
9
17
6
5
10
11
2
14
12
4
13
3
б

Рис. 6 (*начало*).

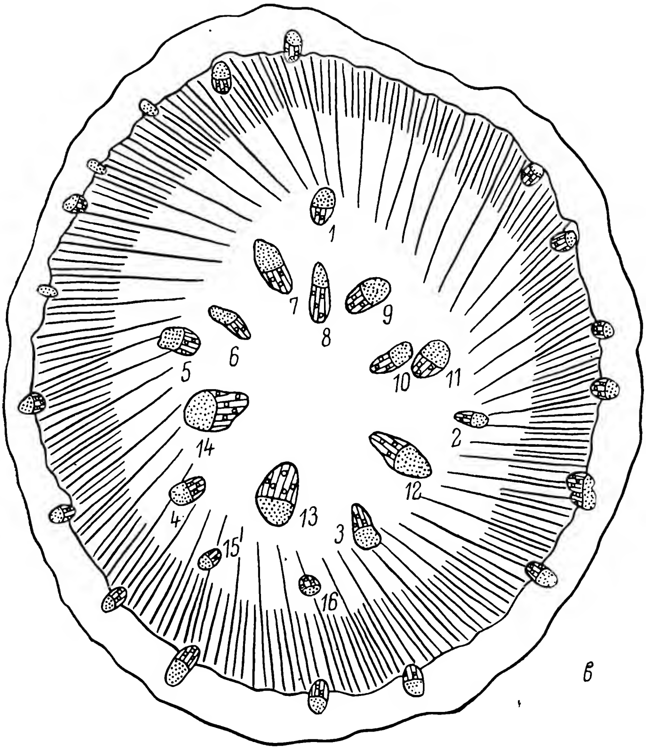


Рис. 6. Строение узла прицветного листа *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* (схема).

В трех частях (*а—в*) показано последовательное прохождение проводящих пучков следа во внутренний круг пучков стебля. Часть проводящих пучков пронумерована с тем, чтобы показать, какие из пучков исчезают в процессе прохождения во внутренний круг.
I — механическое влагалище, *II* — механическая ткань.

периферического круга очень малочисленные и мелкие; увеличивается число внутренних кругов проводящих пучков — можно выделить 3 (не всегда полных) внутренних круга пучков, т. е. складывается структура, с одной стороны, сходная с типичной атактостелой, с другой — несколько похожая на строение розеточного растения. Это связано с вхождением в стебель следов крупных нижних листьев (рис. 7). Зона узла здесь еще более растянута, чем у прицветных листьев, проводящие пучки листовых следов лишь частично остаются в периферическом круге, а в основном очень медленно проходят во внутренний круг. Узел листа, который начинает входить уже в утолщенную часть стебля, растянут на всю длину клубня — стела из большего, чем 2, круга проводящих пучков сохраняется по всей длине клубня, и лишь у самого донца снова восстанавливаются 2 круга проводящих пучков.

Стебель, постепенно утолщаясь, переходит в массивный клубень, в переходной его части еще сохраняется некоторая дифференциация тканей (рис. 8) — кора и сердцевина несколько более крупноклетные, почти лишены крахмальных зерен; но уже чуть ниже все клетки клубня одинаковы по размерам и равномерно заполнены крахмалом. Следует отметить также хорошо различимую меристему верхушечной и нижней почек; последняя быстро развивается и выходит к поверхности клубня, так что в мае в такой почке (клубнелуковице следующего года) бывают различимы 1--2 зачатка листа. В периферических слоях клубня много идиобластов с рафидами, их число резко увеличивается у донца. В массе паренхимных клеток развиваются лизигенные полости.

Чрезвычайно интересным оказалось строение чешуй клубнелуковицы. Две сочные чешуи имели разное строение. Первая — та, что следует сразу

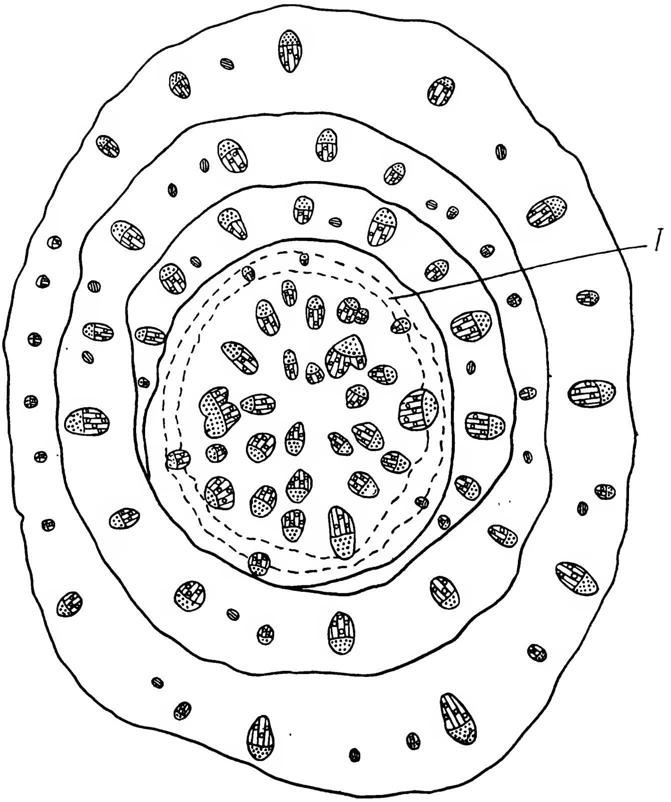


Рис. 7. Строение основания стебля *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* (схема).
I — мелкоклеточное влагалище.

за сухими чешуйками, — имеет многоугольные вытянутые клетки верхней эпидермы с прямыми стенками. На поперечном срезе ее основная паренхима представлена невысокими, тангентально вытянутыми клетками; за ней следуют 8—9 рядов крупноклеточной паренхимы, среди клеток которой много идиобластов с рафидами и проводящих пучков. Нижняя эпидерма на поперечном срезе не отличается от основной паренхимы, ее клетки крупнее клеток верхней эпидермы, сходны с ней по форме, но с чуть более изогнутыми стенками. Верхняя эпидерма второй чешуи — продолговато-вытянутые клетки с *Т*-образно расширенными концами (форма берцовой кости). На поперечном срезе — это крупные овальные клетки. Субэпидермально располагается ткань, по форме сходная с палисадной — радиально вытянутые клетки с утолщенными периклинальными стенками. Последующие 6 рядов — крупноклетная запасающая паренхима со множеством крахмальных зерен. Часто встречаются проводящие пучки с характерной округлой формой элементов ксилемы. Нижняя эпидерма — длинные, узкие клетки с прямыми стенками. Интересно отметить, что луковица-детка, сидящая в пазухе чешуй взрослой луковицы, также имеет 2 сочные кроющие чешуи с очень сходным строением при небольших отличиях: эпидерма первой чешуи — тангентально вытянутые (местами почти изодиаметрические) клетки с утолщенной наружной стенкой. Нет идиобластов. У второй чешуи под эпидермой развивается настоящая палисадная ткань — узкие длинные радиально-вытянутые клетки. Паренхима из 8—9 рядов клеток. Различие в строении чешуек клубнелуковицы, вероятно, указывает на различие их функций.

Сухие кроющие чешуйки — это слегка измененные сочные кроющие чешуи, которые тесно сближаются, даже слипаются. Удалось отделить

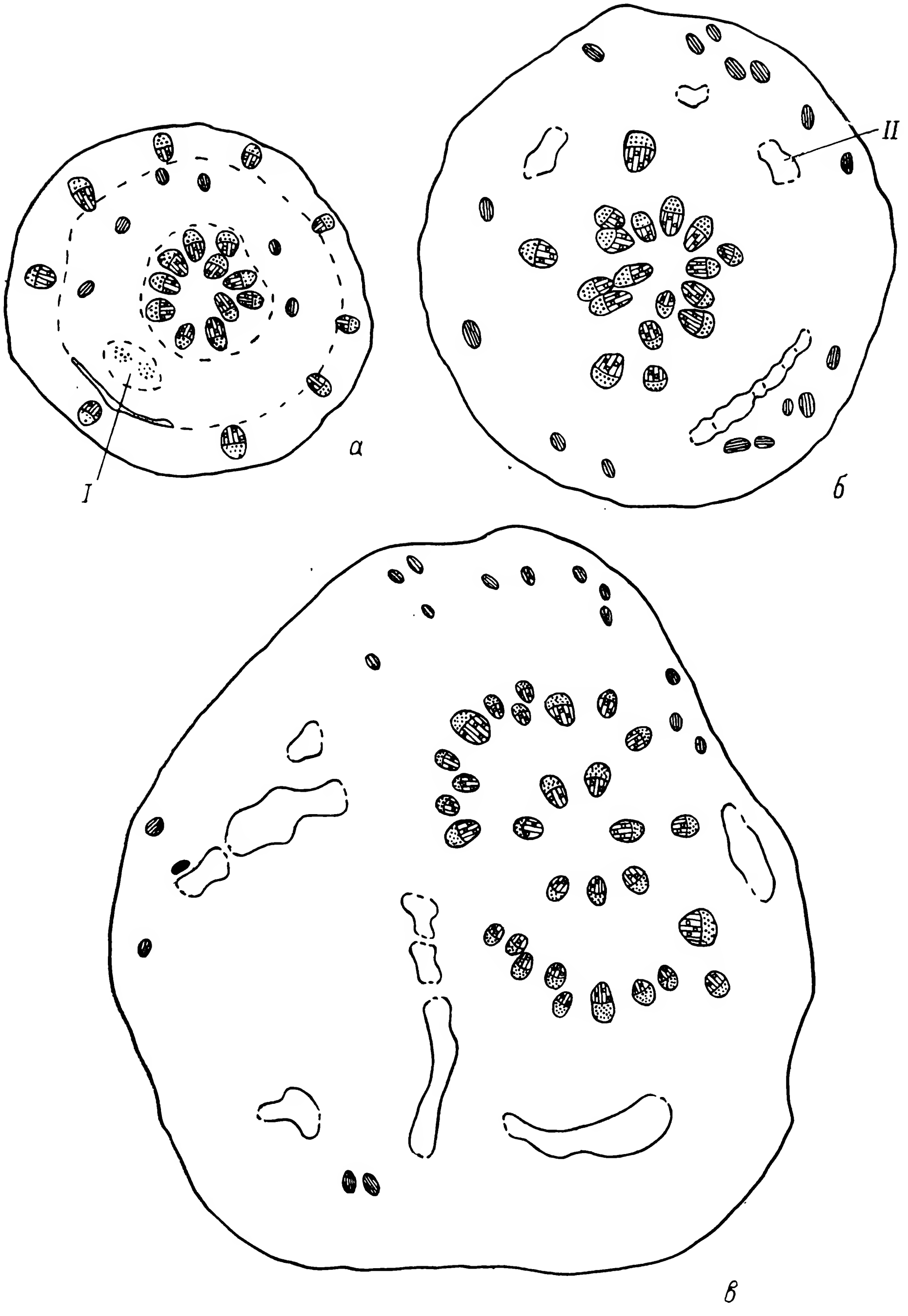


Рис. 8. Строение проводящей системы клубнелуковицы *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* (схема).

а, *б* — проводящие пучки в верхней части клубнелуковицы; *в* — проводящие пучки близ донца клубнелуковицы. *I* — почка возобновления, *II* — полости.

только верхнюю эпидерму первой чешуйки — она такая же, как верхняя эпидерма первой сочной чешуи. Ее основная ткань (рис. 9) почти полностью теряет клеточную структуру, в ней развиваются большие полости, заполненные рафидами. Между первой и второй чешуями сохраняется один, местами два слоя тангентально вытянутых клеток, вероятно, эпидермальных. Очень хорошо сохраняется палисадный слой второй чешуи, но за счет силь-

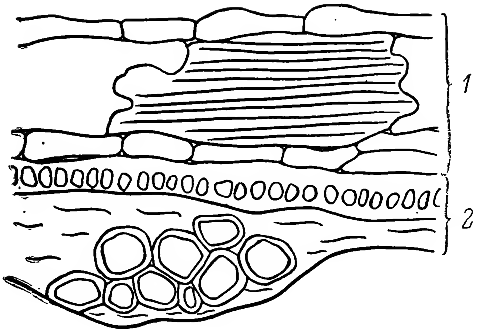


Рис. 9. Строение сухой чешуи *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*.

1 — дериваты первой сочной чешуи, *2* — дериваты второй сочной чешуи.

ного утолщения тангентальных стенок клеточная полость очень мала. Все остальные слои второй чешуи сминаются, в проводящих пучках сохраняются только специфически округлые ксилемные элементы. Небольшие структурные перестройки обеспечивают возможность выполнения чешуйками новой функции, что указывает на их высокую специализацию. Этот вопрос подробно рассмотрен В. К. Василевской (1936) на примере тюльпанов.

Луковички-детки отходят от донца на столонах. Столон — орган осевого происхождения, с ограниченным числом почек (обычно одной), у иксиолириона горного имеет специфическую внутреннюю структуру с одной вертикальной осью симметрии. Эпидерма — изодиаметрические, небольшие клетки с утолщенной наружной стенкой, под ней располагаются 4—5 рядов мелкоклетной плотной паренхимы с большим количеством крахмальных зерен. Следующие 4—5 рядов клеток более крупноклетные, с многочисленными идиобластами, почти без крахмала. В центральной части столона развивается несколько проводящих пучков в мелкоклетной паренхимной обкладке.

Все корни искиолириона горного придаточные, так же как и клубнелуковица, ежегодно сменяющиеся. Строение молодых и старых корней отличается. Эпидерма старого корня представлена клетками, слегка удлиненными в тангентальном направлении, со слегка утолщенными периклинальными стенками. Субэпидермальные ряды тонкостенной коровой паренхимы смятые, за ними располагаются ряды клеток с извилистыми стенками, без межклетников. В массе коровой паренхимы часто развиваются крупные полости. Стела отделяется от коры слоем эндодермы с различимыми пятнами Каспари. Проводящая система пентархная, с четко выраженным центростремительным направлением дифференциации. В средней части такого корня и в более молодых корнях в клетках эпидермы утолщена только наружная стенка, нет смятых субэпидермальных слоев паренхимы, полости малочисленные. В кончике корня клетки коровой паренхимы почти округлые, в них только начинаются процессы растяжения. При пяти группах протоксилемы дифференцируется только один центральный сосуд метаксилемы.

На серии тангентальных и радиальных срезов, а также на мацерированных препаратах были исследованы водопроводящие элементы иксиолириона горного. И в корне, и в стебле они были представлены одинаковыми трахеальными элементами с кольчатыми и спиральными утолщениями, со средним радиальным диаметром 25 и тангентальным диаметром — 24 мкм. На препаратах длиной от 1.5 до 2 см можно было отметить только один из концов трахеального элемента, т. е. их длина превышала длину препаратов. Не обнаружены контакты между водопроводящими элементами, их концы контактировали с паренхимой. Поры на трахеальных элементах отсутствовали; вероятно, контакт между водопроводящими элементами, а также паренхимой осуществлялся через очень тонкостенные участки клеточной оболочки, между утолщениями. Изредка как в стебле, так и в корне встречаются намечающиеся округлые перфорации на боковых стенках заостренных кончиков элемента. Таким образом, водопроводящие элементы в корне и стебле иксиолириона горного — это своеобразные, очень длинные элементы, представляющие собой переходную форму между трахеидой и сосудом. Паренхима проводящих пучков имеет слегка лигнифицированные стенки и простые поры на всех стенках.

Проведенное исследование *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* выявило такие особенности в его строении, которые могут быть использованы при сравнении этого растения с другими представителями лилейных и амариллисовых.

Три морфологических типа листа *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* характеризуются тремя анатомическими типами, полнее вскрывающими различие в их функциях, что указывает на высокую специализацию этого органа.

Несколько упрощенное строение атактостелы *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum* позволило составить довольно четкое представление о том, как возможен переход от эвстелы к атактостеле. На всем протяжении стебля до нижних листьев единственным отличием от эвстелы двудольных является наличие внутреннего круга проводящих пучков, который переходит в стебель из колонки завязи. Только в районе крупных нижних листьев с очень растянутым узлом складывается структура, более сходная с атактостелой. Изучение иксиолириона горного позволило заключить, что атактостела возникает в связи с растянутыми узлами, о чем писала и К. Эсау (1969). Это неудивительно при характерных для однодольных (и иксиолириона горного в частности) многопучковых листовых следах и сильной паренхиматизации стебля. То, что атактостела стебля связана с особенностями роста побега, четко доказывается исследованиями на *Crataegus altaica* (Loud.) Lange (Шилова, Василевская, 1972). В почке боярышника с неразрастающимися междоузлиями проводящие пучки располагаются в 3—4 круга. Подобное явление описано и для некоторых других двудольных многолетниих трав, имеющих укороченный стебель в верхушке розетки (как пример в статье Шиловой и Василевской приводятся *Heracleum*, *Taraxacum*, *Cousinia*, *Arctium*, *Rhaponticum*). Происхождение внутреннего круга пучков иксиолириона горного непонятно, но скорее всего это общая закономерность морфогенеза, так как она не очень часто, но встречается и у двудольных, например в родах *Campanula*, *Gundelia* и др. Скорее всего она связана с заложением соцветия на ранних этапах формирования стебля или с какими-то особенностями жизненной формы. Это сложный вопрос, требующий дополнительных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1965). Развитие луковичных и клубнелуковичных растений и их место в общей системе жизненных форм. В кн.: Общие закономерности роста и развитие растений. Вильнюс. — Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. Л., Наука. — Ахвердов А. А. (1956). Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. Бюл. бот. сада АН АрмССР, 15. — Баранецкий О. В. (1897). Образование постоянных тканей в вегетационных верхушках однодольных растений. Киев. — Бочанцева З. П. (1962). Тюльпаны. Ташкент., Изд. АН УзССР. — Василевская В. К. (1936). Значение анатомических признаков в чешуе луковиц среднеазиатских тюльпанов для их систематики. Тр. Среднеазиат. гос. унив., VIII в, Ботаника, 33. — Горшкова С. Г. (1935). Род иксиолирион — *Ixiolirion* Fisch. В кн.: Флора СССР, 4, М.; Л., Изд. АН СССР. — Петрова Т. Ф (1977). Цитоэмбриология лилейных. М. — Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. (1972). Флора Еревана. Л., Наука. — Шилова Н. В., Василевская В. К. (1972). Анатомическое строение растущего побега и почки *Crataegus altaica* Lange. Бот. ж., 57, 8. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. М., Мир.

Ботанический институт АН АрмССР,
Ереван.

Получено 23 IV 1979.

УДК 581.543 (—925.16)

Т. Г. Бойков

РИТМЫ РАЗВИТИЯ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ И СООБЩЕСТВ ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

T. G. BOIKOV. THE DEVELOPMENTAL RHYTHMS OF STEPPE PLANMS AND COMMUNITIES FROM SOUTHWESTERN TRANSBAIKALYE

Излагаются результаты изучения сезонной ритмики растений Боргойской степи Забайкалья. Многолетние наблюдения за ритмом развития растений и сообществ, анализ экологической обстановки позволили выделить шесть фенологических периодов, в каждом из которых строение и продуктивность сообщества определяются характерным набором растений. Это обусловливает выбор рациональных режимов использования степей.

Ритм развития степных видов растений и сообществ Забайкалья довольно своеобразен и существенно отличается от ритма развития степей европейской части СССР. Познание своеобразия и особенностей сезонных ритмов развития растений дает возможность предсказать объем надземной массы растений, способность их к отрастанию после стравливания, определить возможные запасы ветоши, что является основанием для установления сроков начала и окончания выпаса, а также длительности возможных циклов использования травостоя, т. е. наметить наиболее рациональный режим хозяйственного использования степей. Многолетние наблюдения за ритмом развития степных растений и сообществ дают возможность на основе изучения экологической обстановки прогнозировать продуктивность степной растительности, что важно для регионов с часто повторяющимися сухими сезонами, каким является Забайкалье.

Изучение ритмики сезонного развития растений и сообществ проводили в Боргойской степи Бурятской АССР, фенологические наблюдения — в течение 1969—1976 гг. Наступление фенофаз у растений мы отмечали по методике И. Н. Бейдеман (1974): на протяжении вегетационного периода — один раз в 5 дней, у злаков в период цветения — ежедневно, в осеннее время — раз в 10 дней. На основании полученных данных строились феноспектры (см. рисунок).

Анализ феноспектров развития отдельных видов растений и наблюдения за развитием степных сообществ в целом позволили выделить следующие фенологические периоды их развития: ранневесенний — 15 IV—15 V; поздневесенний — 15—31 V; раннелетний (сухой период) — 1—30 VI; позднелетний (теплый и влажный период) — 1 VII—15 VIII, раннеосенний (спад лета) — 15 VIII—15 IX, позднеосенний — 15 IX—15 X. В каждый из этих периодов степные сообщества имеют характерные аспект и строение.

Особенности ритмики развития степных растений Забайкалья обусловливаются резкой континентальностью, сухостью климата и наличием горного рельефа (Рещиков, 1961; Горшкова, 1966). Для мелкодерновинных степей Западного Забайкалья характерны период зимнего покоя и отсутствие летнего перерыва вегетации растительности. В отдельные годы с сильно выраженными засушливыми летними периодами отмечается подавление ростовых процессов, выражающееся в подсыхании листьев, частичном отмирании вегетативных и отсутствии генеративных побегов. Следовательно, наступление той или иной фенологической фазы растений и смена периодов сезонного развития сообществ наблюдаются лишь при определенном комплексе экологических условий.

Ранневесенний период связан с возрастанием циклонической деятельности и переносом воздушных масс на Забайкалье с северо-запада, что ведет к сильным длительным ветрам. Большие запасы холода в почвенной толще, накопленные за длительный зимний период, препятствуют прогреванию и оттаиванию нижних слоев почвенного профиля, а низкая температура воздуха ночью и низкая влажность днем вызывают ряд особенностей в развитии растений.

Интенсивность солнечного освещения способствует обезвоживанию воздушных масс, следствием чего является почти полное отсутствие увлажнения воздуха в этот период. Из-за таких сложных экологических условий начинающееся с наступлением потепления отрастание трав происходит очень недружно и растягивается почти на месяц. В апреле начинают вегетацию единичные, лишь ранние виды растений, в почках возобновления которых с осени полностью сформированы вегетативные и генеративные побеги, например *Androsace villosa* L.,[1] *Chamaerhodos trifida* Ledeb., *Arctogeron gramineum* (L.) DC., *Potentilla acaulis* L., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg., *Iris potaninii* Maxim., *Alyssum biovulatum* N. Busch, *Poa attenuata* Trin., *Festuca lenensis* Drob. и некоторые другие виды.

Несмотря на то что в течение первой половины мая дневная температура повышается значительно (до +20° С), заморозки ночью — явление обычное, и лишь после 10 V устанавливается положительная суточная температура. Мало прогретой остается почва: 10-сантиметровый слой в первой декаде мая прогрет до +4° С. Температура на глубине 20 см не превышает нулевой отметки. Наблюдается значительная разница в оттаивании почвы на склонах разной экспозиции. К началу мая южные склоны оттаивают на 15—20 см, на северных склонах почва часто остается мерзлой. Недостаток тепла в корнеобитаемом слое определяет состояние влаги в этом горизонте, препятствуя подтягиванию ее из нижних слоев.

В травостое степи в этот период преобладают блеклые тона, характерные для зимнего состояния. Но в дальнейшем внешний вид степи меняется. Сквозь ветошь мелкодерновинных злаков начинают пробиваться зеленые побеги *Festuca lenensis*, *Koeleria gracilis* Pers., *Carex duriuscula* и некоторых других растений.

В типчаковой степи единично встречаются цветущие розеточные виды (*Pulsatilla turczaninovii*, *Potentilla acaulis*) и растения с укороченными вегетативными побегами (*Carex duriuscula* и др.). Хотя эти растения иногда локализуются в характерных местообитаниях, они не играют значительной роли в формировании аспекта за исключением дигрессионных сообществ. Благодаря розеточной форме роста растения получают больше тепла у поверхности почвы. Это дает им возможность цвести рано, когда почва еще довольно холодная, а запасы влаги минимальны.

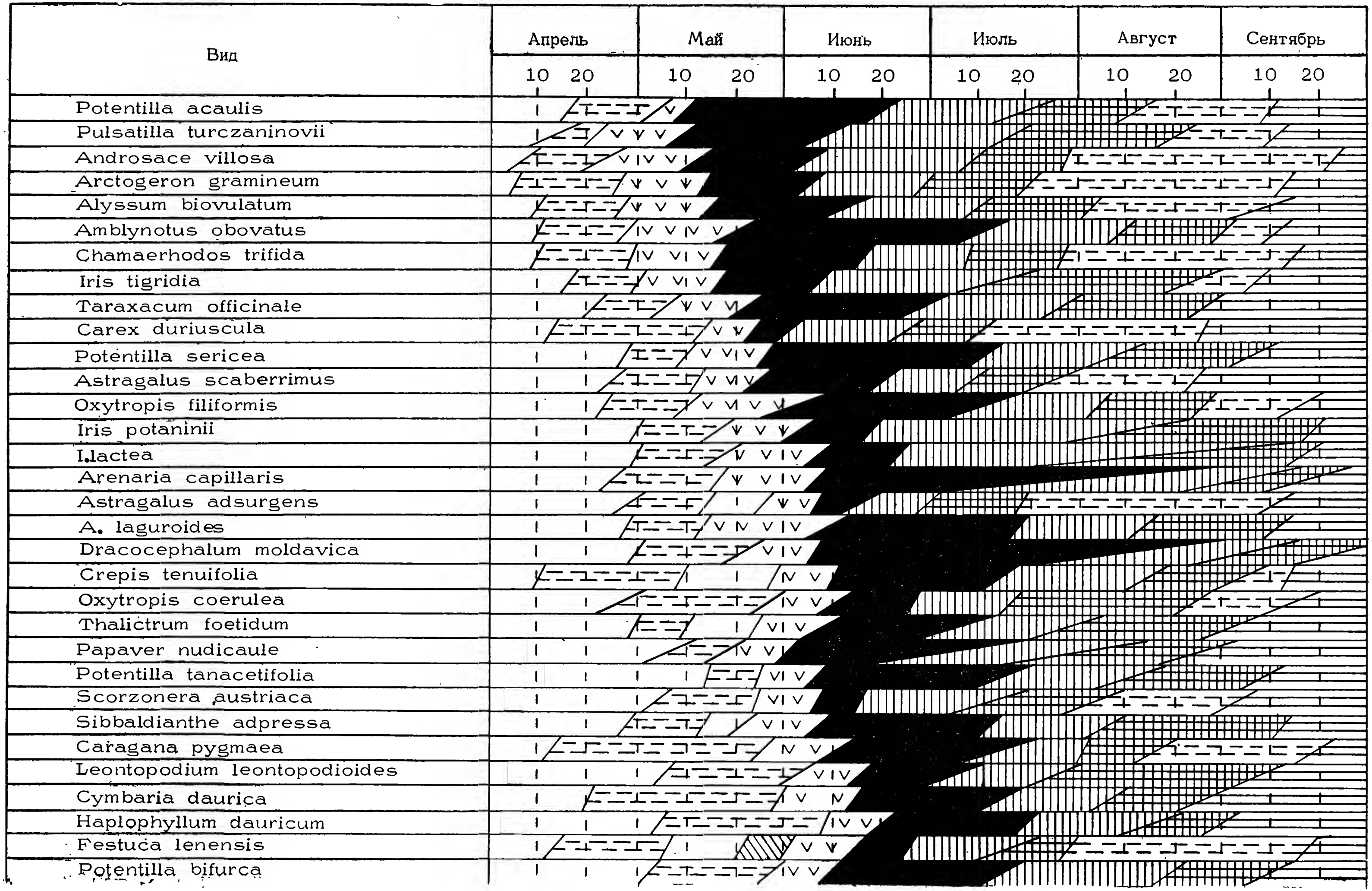
К началу поздневесеннего периода воздух и верхние горизонты почвы (до 10 см) хорошо прогреваются днем, однако и заморозки на поверхности почвы ночью — довольно обычное явление. Возврат заморозков сдерживает активные ростовые процессы, которые начинаются только во второй половине мая. В это время уже вегетирует большинство видов растений. В середине этого периода в степных сообществах постепенно увеличивается количество светло-зеленых пятен от вновь распустившихся листьев таких растений, как *Androsace villosa*, *Astragalus scaberrimus* Bunge.

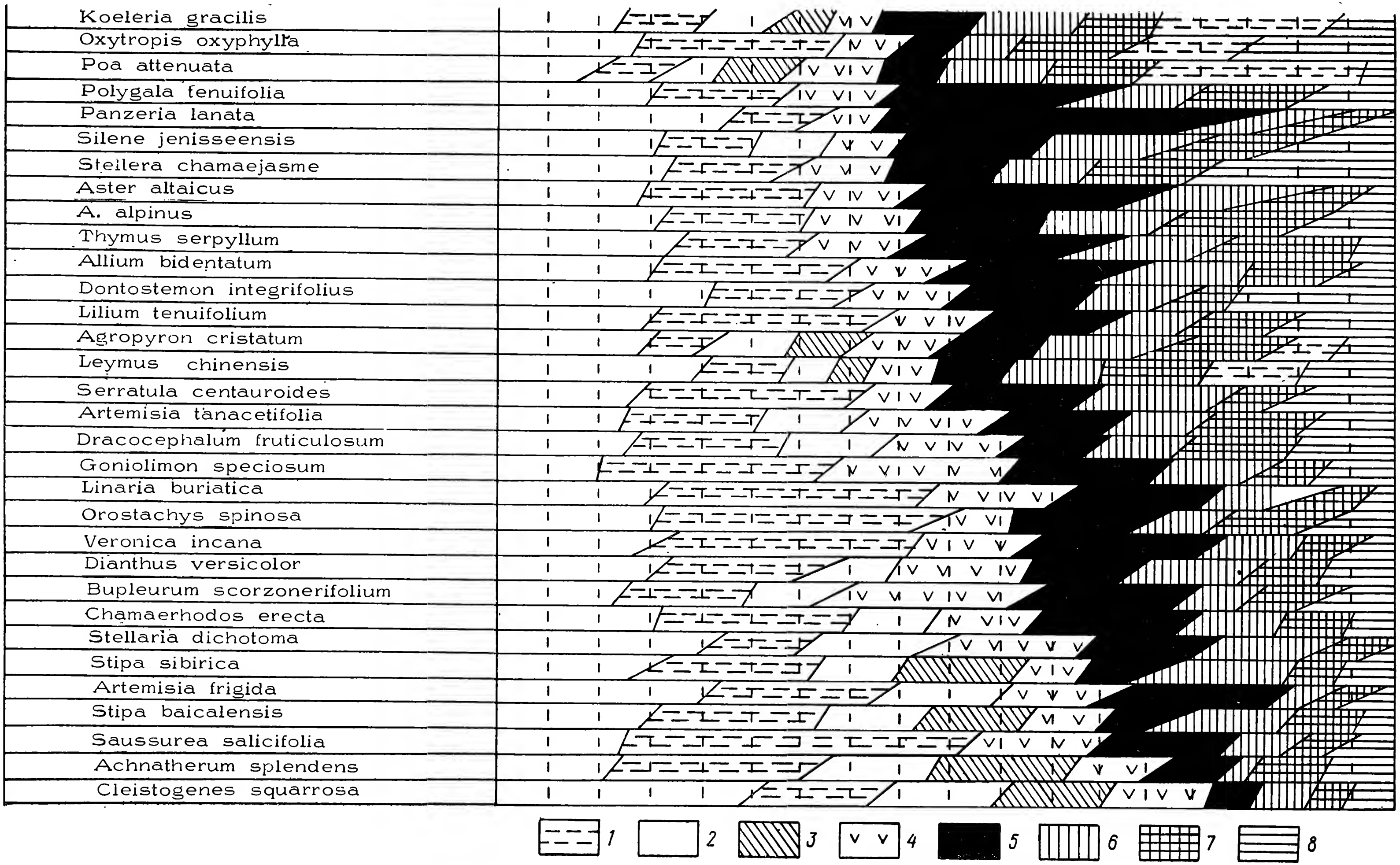
Вегетируют все виды растений, но увеличение линейных размеров побегов идет настолько медленно, что высота их остается на уровне 3—4 см. Цветущих видов еще очень мало. К ранее указанным можно присовокупить лишь 1—2 (*Alyssum biovulatum*, *Androsace villosa*), поэтому в степи преобладают еще серые аспекты, создаваемые отмершими частями растений.

В конце мая уже нет невегетирующих растений. Активному ходу ростовых процессов способствует установление среднесуточных температур выше +10° С. Довольно интенсивно идет прирост побегов у растений, рано начинающих рост и развитие. В это время в типчаковой степи на серо-зеленом фоне доминанта видны красочные тона: розовый — *Chamaerhodos trifida*,

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре Центральной Сибири» (Бусик и др., 1979).

Вид
Апрель
Май
Июнь
Июль
Август
Сентябрь
10
20
Potentilla acaulis
Pulsatilla turczaninovii
Androsace villosa
Arctogeron gramineum
Alyssum biovulatum
Amblynotus obovatus
Chamaerhodos trifida
Iris tigridia
Taraxacum officinale
Carex duriuscula
Potentilla sericea
Astragalus scaberrimus
Oxytropis filiformis
Iris potaninii
I.lactea
Arenaria capillaris
Astragalus adsurgens
A. laguroides
Dracocephalum moldavica
Crepis tenuifolia
Oxytropis coerulea
Thalictrum foetidum
Papaver nudicaule
Potentilla tanacetifolia
Scorzonera austriaca
Sibbaldianthe adpressa
Caragana pygmaea
Leontopodium leontopodioides
Cymbaria daurica
Haplophyllum dauricum
Festuca lenensis
Potentilla bifurca



Феноспектры развития степных растений Юго-Западного Забайкалья.

1 — вегетация, 2 — кущение (ветвление), 3 — трубкование, 4 — колошение, 5 — цветение, 6 — плодоношение, 7 — обсеменение, 8 — отмирание.

белый — *Androsace villosa*, а на сбитых травостоях — ярко-золотистые *Potentilla acaulis*. Таким образом, в весенний период господствует синузия ранневесенних растений. Едва показавшись на поверхности почвы, они начинают цвести, некоторые из них цветут, еще не имея листьев (*Pulsatilla turczaninovii*).

Лето в Забайкалье очень короткое, с двумя резко различающимися по увлажнению и температуре периодами. Для первого — раннелетнего — характерны усиление процессов прогревания приземного слоя воздуха и почвы, резкое повышение температуры до +18—19° С. Максимальные температуры уже довольно высоки, а минимальные не опасны. Идет быстрое перераспределение тепла в корнеобитаемом слое. Устанавливаются относительно благоприятные тепловые режимы в 20-сантиметровом слое почвы. В нем даже минимальные температуры положительные. Прогревание почвы в дневные часы способствует повышению температуры в слое 40 см до +10, +14° С. Почвогрунты, лежащие ниже 120 см, все еще холодны, температура их не выше +6.3° С.

С наступлением теплой солнечной погоды наблюдается перелом в аспекте: отмечается почти зеленый покров, хотя все еще проглядывает ветошь. Рассеянно встречаются цветущие растения: *Iris tigridia* Bunge, *Arenaria capillaris* Poir., *Scorzonera austriaca* Willd., *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Crepis tenuifolia* Willd., *Potentilla sericea* L., *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz., *Silene jenisseensis* Willd., *Stellera chamaejasme* L.

И все же рост растений сдерживается из-за недостатка влаги в корнеобитаемом слое, обусловленного малым количеством или почти полным отсутствием атмосферных осадков. В обычные по увлажнению годы их выпадает от 35 до 47 мм — 16—18% от общего количества за весь вегетационный период, в засушливые — лишь около 8%. Вследствие атмосферной засухи влажность воздуха в дневные часы опускается до 16—32%.

Недостаток влаги ощущается и в почве. В течение июня влажность почвы в слое 10 см становится настолько низкой, что вызывает завядание. Такое сочетание экологических факторов накладывает определенный отпечаток на ритм развития растений. Продолжает оставаться низким линейный прирост, у растений с поверхностной корневой системой он совсем прекращается. Температурный режим второй половины июня благоприятствует цветению мелкодерновинных злаков *Festuca lenensis*, *Poa attenuata*, *Koeleria gracilis*, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. В отдельные годы обилие цветущих мелкодерновинных злаков растений в июне создает характерные для степей Юго-Западного Забайкалья малокрасочные, часто однотипные аспекты.

Так, в типчаковой степи в первый ярус на высоту 10—20 см выходят генеративные побеги *Poa attenuata*, *Festuca lenensis*, *Koeleria gracilis*.

Второй ярус — 7—10 см — составлен *Scorzonera austriaca*, *Tanacetum sibiricum* L., *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd, *Arenaria capillaris*.

Третий ярус — 3—10 см — заполняют вегетативные побеги злаков и низкорослые, преимущественно розеточной формы роста растения, цветущие в мае—первой половине июня. Растения одного яруса обычно имеют не только одинаковую длину побегов, но и сходный цикл сезонного развития. Цветение высоких растений приурочено ко второй половине лета, низкорослых — к весне. Представители второго яруса цветут в начале лета.

Позднелетний период характеризуется наиболее благоприятным сочетанием климатических факторов. Наблюдается усиление циклонической деятельности, что обусловливает внедрение в Забайкалье большой массы атмосферных осадков с тихоокеанского побережья. За короткое время здесь выпадает до 60—70% их годового количества. Обилие осадков сопровождается благоприятной для роста и развития растений температурой воздуха и почвы.

Удачное сочетание климатических факторов способствует интенсивному росту и развитию степных растений. За короткий срок создается вегетативная масса максимальной величины. Устанавливаются хорошие условия для массового цветения более 60% видов растений типчаковой и ковыльной степей и около 40% вострецово-осоковой. Кривая цветения достигает своей кульминационной точки, хотя яркие и красочные аспекты по-прежнему не наблюдаются. Цветущие метелки *Stipa baicalensis* Roshev. на фоне темно-зеленой вегетативной массы листьев создают своеобразный и характерный для злаково-ковыльной степи аспект. Иногда на ярко-зеленом фоне злаковых трав разбросаны желтые, розовые, белые, лиловые пятна цветущих растений.

В осеннем сезоне вегетации степных растений, как указывалось, можно выделить два периода: ранне- и позднеосенний, заканчивающийся с наступлением постоянных заморозков. Для обоих периодов характерен постепенный спад температур, однако условия раннеосеннего периода все еще благоприятствуют вегетации растений. Это возможно благодаря тому, что запасы тепла, накопленные почвой в течение лета, обусловливают медленное снижение температуры воздуха в начале осеннего периода. Характерно для этого периода обилие солнечных дней.

Большинство летнецветущих растений плодоносит, а цветущих в это время немного. Кривая цветения неудержимо падает вниз. У весенних и раннелетних растений семена созрели и рассеялись. Но все еще продолжают цвести *Aster altaicus* Willd., *Linaria buriatica* Turcz. ex Ledeb., *Artemisia palustris* L., *Artemisia frigida* Willd., *Thymus serpyllum* L., *Crepis tenuifolia*, *Arenaria capillaris*, сорные виды *Panzeria lanata* (L.) Bunge, *Dracocephalum moldavica* L. Однако процессы отмирания после рассеивания семян протекают довольно интенсивно. Начинается сезонная окраска листьев сначала у ранневесенних и раннелетних видов (*Carex duriuscula*, *Stellera chamaejasme*), а затем у позднелетних.

К середине раннеосеннего периода в типчаковой степи почти совершенно отмирают надземные побеги *Stellera chamaejasme*, приобретают вишневую окраску *Tanacetum sibiricum*, *Pulsatilla turczaninovii*. Едва заметные процессы отмирания побегов наблюдаются у растений вострецово-осоковой степи. Травостой ее приобретает оранжево-зеленый оттенок. Однако лишь в позднеосенний период, для которого характерны резкое охлаждение воздуха и почвы, частое повторение заморозков в воздухе и на поверхности почвы, выпадение осадков в виде снега, заметно увеличивается число видов с отмершими надземными побегами. К этому времени у многих растений, цветущих во второй половине лета, заканчивается созревание семян и начинается их рассеивание. Но до середины позднеосеннего периода некоторые виды продолжают вегетировать: *Oxytropis filiformis* DC., *Silene jenisseensis*, *Gentiana squarrosa* Ledeb., *Artemisia tanacetifolia* L. К середине октября зеленые побеги и листья можно обнаружить лишь у зимнезеленых растений. К моменту наступления постоянных заморозков вегетация всех степных растений заканчивается, растительный покров становится блеклым, безжизненным, и в течение 6—7 месяцев в степи господствует зима.

У большинства видов степных растений отмершие части сохраняются на месте произрастания в течение всего зимнего периода, поэтому ввиду незначительной глубины снежного покрова белый зимний аспект дополняется серым, создаваемым ветошью.

В малоснежные зимы южные склоны сопок совершенно лишены снежного покрова, и потому здесь зимний аспект создается только ветошью растений, часто напоминая унылое осеннее или ранневесеннее состояние степей. Эти участки наиболее благоприятны для зимних настбищ.

Ритмы развития степных растений и сообществ, свойственные Юго-Западному Забайкалью, обнаруживаются и в степях Юго-Восточного Забайкалья (Горшкова, 1966). Однако сроки наступления фенофаз у многих растений Юго-Западного Забайкалья сдвинуты, они могут наступать на 5—10 дней раньше. Сведения о ритмах развития степных растений и сообществ должны служить исходным материалом при организации хозяйственного использования степей.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1974). Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, Наука. — Бусик В. В., Водопьянова Н. С., Иванова И. М., Крогулевич Р. Е., Малышев Л. И., Малышева З. Д., Петроченко Ю. Н., Пешкова Г. А. (1979). Флора Центральной Сибири, 1, 2. Новосибирск, Наука. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., Наука. — Рещиков М. А. (1961). Степи Западного Забайкалья. М., Изд. АН СССР.

Бурятский филиал СО АН СССР,
Улан-Удэ.

Получено 14 II 1979.

УДК 633.2.03 (571.621)

М. Х. Ахтямов, Р. В. Уразметов

ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

M. H. AKHTIAMOV, R. V. URAZMETOV. A CONTRIBUTION TO THE CHARACTERISTICS OF THE MEADOW VEGETATION OF THE JEWISH AUTONOMOUS DISTRICT

Приведена классификация лугов Еврейской автономной области, разработанная на основе метода Браун-Бланке в модификации Б. М. Миркина, а также с учетом принципов многосторонней дифференциации А. Юрко. На основе анализа 210 полных геоботанических описаний установлено 11 диагностических блоков, синтаксономический анализ которых выявил 3 единицы в ранге ассоциаций и 7 — субассоциаций. Результаты приводятся в виде диагностических таблиц.

Луговая растительность наряду с болотной занимает большие площади в Еврейской автономной области (ЕАО) и используется в качестве сенокосов и пастбищ. Несмотря на важное хозяйственное значение, луга этой области в последние 20—30 лет не были предметом специальных геоботанических исследований. О них имеются лишь отрывочные сведения в работе Л. А. Корецкой (1962) по общей характеристике кормовых угодий бассейна р. Амур, а также у В. Р. Вильямса (1930), Н. Я. Каца (1932), В. Н. Васильева (1937), Г. Э. Куренцовой (1967) при общей характеристике растительности ЕАО. Кроме этого, С. И. Данилов (1937) описал луга р. Помпеевки и А. П. Тильба (1960) — поймы р. Амур от с. Амазара до с. Ленинское.

Однако все эти публикации не сопровождаются сводными списками и включают лишь словесное описание формаций (реже ассоциаций, выделенных по доминантам), поэтому по ним трудно составить представление о характере растительности этого района.

Район исследований представляет собой западную часть Среднеамурской низменности и расположен в характерном для этой низменности лесо-лугово-болотном ландшафте зоны смешанных лесов Восточноазиатской хвойно-широколиственной геоботанической области (Колесников, 1963). По климатическому районированию район исследований относится к Амурско-Уссурийской муссонной климатической области (Алисов, 1956; Петров, 1973). Луга размещаются на надпойменных террасах и в поймах р. Амур и его притоков. Преобладающее большинство лугов террас, возвышающихся над поймой Амура в среднем на 8—10 м, представлено низинными растительными сообществами, где сочетаются заболоченные, сырые, мокрые и остепненные луга на аллювиальных равнинах, на плоских округлых западинах и на релочных возвышениях. Луга террас, поднятых над поймами на 15—20 м, а также расположенные на третьей надпойменной террасе и на склонах водоразделов, представлены мокрыми, сырыми и остепненными лугами с преобладанием последних.

Луга пойм развиваются на вытянутых релочных возвышениях и в ложбинах прирусловой части, на заиленных ложбинах прежних водотоков центральной части пойм (Тильба, 1960; Корецкая, 1962).

На основе 210 полных геоботанических описаний, характеризующих травяную растительность ЕАО, построена классификация сообществ по эколого-флористическим критериям. В последние годы классификации луговой растительности на основе изучения флористической композиции приобретают все большую популярность (Миркин, Гареева, 1978).

Для обработки своих данных мы использовали метод фитоценологических таблиц Браун-Бланке в модификации Б. М. Миркина. Поскольку район исследования невелик, мы не сочли возможным строить многоступенчатую синтаксономическую иерархию и ограничились установлением синтаксонов двух рангов, один из которых с некоторым элементом условности назван субассоциацией, другой — ассоциацией. В дальнейшем после проведения аналогичных работ по смежным районам удастся уточнить синтаксономический ранг выделенных фитоценонов и объединить их в систему с более развитой многоступенчатой иерархией. Выделенные единицы названы по видам, «лидерам» диагностических групп, в именительном падеже.

Непрерывность луговой растительности исключила возможность построения классификации на основе характерных видов, и был использован метод многосторонней дифференциации фитоценозов, разработанный A. Jurco (1973) и применяемый уфимскими геоботаниками (Габбасов, Миркин, 1974). Не останавливаясь подробно на вопросах методики обработки материала, описанной в работе Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга (1978), сразу перейдем к обсуждению наших данных.

Нами было установлено 11 диагностических блоков видов и 7 фитоценонов ранга субассоциаций. Охарактеризуем выделенные диагностические блоки.

1. Calamagrostis langsdorffii — группа представлена одним видом, который имеет столь широкое распространение на Дальнем Востоке и в Сибири, что не может быть использован для установления единиц ранга ассоциаций. Видимо, *C. langsdorffii* может быть полезным при выделении каких-то единиц более высокого ранга. Формация вейника Лангсдорфа в традиционном понимании охватывает все три подтипа лугов, выделенных А. П. Шенниковым (1941), т. е. остепненные, настоящие, болотистые, а также низинные травяные болота.

2. Agrostis trinii. Эта группа из 2 видов (*A. trinii*, *Trifolium lupinaster*) с экологической амплитудой, близкой в данном случае *Calamagrostis langsdorffii*, но не объединенных с последним видом из-за экологических особенностей *C. langsdorffii* в других районах. Оба вида плавно снижают свое обилие в сторону влажных местообитаний и чаще встречаются в сообществах более сухих остепненных и настоящих лугов.

3. Ranunculus japonicus. Группа из 10 видов (*R. japonicus*, *Achillea millefolium*, *Viola patrinii*, *Salix brachypoda*, *Hemerocallis minor*, *Artemisia integrifolia*, *A. desertorum*, *Ptarmica acuminata*, *Saussurea amurensis*, *Equisetum arvense*), более или менее сквозных по отношению ко всем установленным луговым синтаксонам. При вовлечении в обработку новых более обширных данных эта группа будет неминуемо дробиться на более мелкие единицы. Ее большой размер в данном случае — следствие узкого эколого-фитоценотического и географического диапазонов наших описаний.

4. Adenophora tetraphylla (*A. tetraphylla*, *Aster tataricus*, *Galium verum*, *Potentilla fragarioides*, *Valeriana amurensis*, *Carex diplasiocarpa*, *Galium boreale*, *Trollius chinensis*, *Filipendula palmata*, *Lycopus maackianus*, *Geranium vlassovianum*) включает виды остепненных лугов, заходящие с низким постоянством и на настоящие луга.

5. Arundinella anomala (*A. anomala*, *Dianthus amurensis*, *Koeleria cristata*, *Vicia amoena*) аналогична группе 4, но несколько у́же ее по диапазону.

6. Lathyrus quinquinervius (*L. quinquinervius*, *Sanguisorba parviflora*, *Angelica czernaevia*, *Vicia cracca*) — типичные луговые мезофиты, встречающиеся также в сообществах остепненных и болотистых лугов.

7. Veratrum maackii (*V. maackii*, *Serratula coronata*, *Thalictrum minus*, *Hypericum ascyron*) — виды более узкого диапазона, луговые мезофиты.

8. Geranium davuricum (*G. davuricum*, *Gentiana scabra*, *Stellaria jaluana*, *Scutellaria scordiflora*, *Iris ensata*) — типичные виды остепненных лугов, ксеромезофиты узкого диапазона.

9. Trifolium repens (*T. repens*, *Plantago depressa*, *Geum allepicum*, *Trifolium pratense*, *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Calamagrostis epigeios*, *Filipendula angustiloba*) — «пастбищники», виды, свидетельствующие о влиянии выпаса скота на почву и растительность.

10. Gentiana triflora (*G. triflora*, *Miscanthus sacchariflorus*, *Allium condensatum*, *Spiraea salicifolia*, *Artemisia laciniata*) — индикаторы поемности.

11. Menyanthes trifoliata (*M. trifoliata*, *Calamagrostis neglecta*, *Pedicularis grandiflora*, *Equisetum fluviatile*, *Naumburgia thyrsiflora*) — диагностическая комбинация видов нелуговых гигрофильных местообитаний, например травяных болот.

На основании этих диагностических блоков проведен синтаксономический анализ. Результаты приведены в табл. 1, они демонстрируют принцип А. Юрко, когда каждая единица выделяется на основе учета сразу многих диагностических групп, а случаи отсутствия какой-либо диагностической группы учитываются также, как и присутствие. Более того, диагноз отсутствием, т. е. положение синтаксона за границей распределения группы по градиенту фактора, в условиях неустойчивости водного

ТАБЛИЦА 1

Схема расположения диагностических блоков при выделении синтаксонов

№ п/п	Диагностический блок	Ассоциации						
		Ranunculus japonicus + Arundinella anomala				Ranunculus japonicus		Menyanthes trifoliata
		субассоциации						
		Geranium davuricum	Trifolium repens	Typica	Gentiana triflora	Adenophora tetraphylla	Typica	Menyanthes trifoliata
1	Calamagrostis langsdorffii	××	×××	××	×××	×××	××	×××
2	Agrostis trinii	××	×××	××	×××	×××	××	×××
3	Ranunculus japonicus	××	×××	××	×××	×××	××	
4	Adenophora tetraphylla	××	×××	××	×××	×××		
5	Arundinella anomala	××	×××	××	×××			
6	Lathyrus quinquinervius		×××	××	×××	×××	××	
7	Veratrum maackii		×××	××	×××			
8	Geranium davuricum	××						
9	Trifolium repens		×××					
10	Gentiana triflora				×××			
11	Menyanthes trifoliata							×××

Примечание. Косые крестики — присутствие или отсутствие диагностического блока по отношению к выделяемым синтаксонам.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика выделенных синтаксонов

Вид	Ассоциации						
	Ranunculus japonicus + Arundinella anomala				Ranunculus japonicus		Menyanthes trifoliata
	субассоциации						
	Geranium davuricum	Trifolium repens	typica	Gentiana triflora	Adenophora tetraphylla	typica	Menyanthes trifoliata
	номер фитоценона						
	1	2	3	4	5	6	7
	число описаний						
	14	12	73	33	21	21	23
	общее проективное покрытие						
	95—100	70—80	75—80	85—90	90—95	90—95	85—95
	видовая насыщенность						
	35	30	45	42	47	43	39
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	$^{2}/_{3}$	$^{2}/_{4}$	2—$^{3}/_{4}$	$^{2}/_{4}$	$^{2}/_{4}$	$^{3}/_{4}$	++
Agrostis trinii Turcz.	3	$^{2}/_{5}$	$^{2}/_{4}$	$^{2}/_{5}$	$^{2}/_{4}$	++	3
Trifolium lupinaster L.	5	5	$^{2}/_{5}$	$^{2}/_{3}$	3	++	+
Ranunculus japonicus Thunb.	3	3	3	3	++	3	*
Achillea millefolium L.	++	5	4	++	3	++	—
Viola patrinii Ging.	++	++	3	$^{2}/_{4}$	4	4	—
Salix brachypoda (Trautv. et Mey.) Kom.	3	4	$^{2}/_{4}$	++	++	++	—
Hemerocallis minor Mill.	$^{2}/_{3}$	++	$^{2}/_{4}$	++	$^{2}/_{3}$	$^{2}/_{3}$	—
Artemisia integrifolia L.	$^{2}/_{3}$	++	$^{2}/_{4}$	++	++	++	—
A. desertorum Spreng.	$^{2}/_{4}$	++	$^{2}/_{3}$	++	++	++	—
Ptarmica acuminata Ledeb.	++	3	3	++	++	++	—
Saussurea amurensis Turcz.	++	++	3	++	++	3	—
Equisetum arvense L.	++	3	3	++	++	++	—
Adenophora tetraphylla (Thunb.) Fisch.	3	3	$^{2}/_{3}$	++	++	+	—
Aster tataricus L.	3	++	$^{2}/_{4}$	$^{2}/_{4}$	++	+	—
Galium verum L.	5	4	3	+	++	—	—
Potentilla fragarioides L.	$^{3}/_{3}$	5	$^{2}/_{3}$	++	++	—	—
Valeriana amurensis P. Smirn. ex Kom.	3	3	4	+	++	—	—
Carex diplasiocarpa V. Krecz.	3	$^{2}/_{5}$	$^{2}/_{3}$	++	++	—	—
Galium boreale L.	++	4	3	+	++	—	—
Trollius chinensis Bunge	3	++	3	+	++	—	—
Filipendula palmata (Pall.) Maxim.	++	++	3	++	++	—	—
Lycopus maackianus (Maxim.) Makino	++	++	++	++	3	—	—
Geranium vlassovianum Fisch. ex Link	++	++	$^{2}/_{3}$	+	3	—	—
Arundinella anomala Steud.	++	$^{2}/_{4}$	$^{2}/_{4}$	3	—	—	—
Dianthus amurensis Jacq.	++	$^{2}/_{4}$	3	++	—	—	—
Koeleria cristata (L). Pers.	5	$^{4}/_{5}$	$^{2}/_{5}$	+	—	—	—
Vicia amoena Fisch.	++	3	$^{2}/_{4}$	3	—	—	—
Lathyrus quinquinervius (Miq.) Litv.	—	3	3	4	++	++	—
Sanguisorba parviflora (Maxim.) Takeda	—	4	++	$^{2}/_{4}$	++	$^{2}/_{4}$	—
Angelica czernaevia (Fisch. et Mey.) Kitag.	—	++	3	++	++	++	—
Vicia cracca L.	—	++	++	++	++	++	—
Veratrum maackii Regel	—	++	3	++	—	—	—
Serratula coronata L.	—	++	3	++	—	—	—
Thalictrum minus L.	—	++	3	++	—	—	—
Hypericum ascyron L.	—	++	3	++	—	—	—
Geranium davuricum DC.	3	—	—	—	—	—	—
Gentiana scabra Bunge	3	—	—	—	—	—	—
Stellaria jaluana Nakai	5	—	—	—	—	—	—
Scutellaria scordiflora Fisch. ex Schrank	3	—	—	—	—	—	—
Iris ensata Thunb.	$^{2}/_{5}$	—	—	—	—	—	—
Trifolium repens L.	—	$^{2}/_{4}$	—	—	—	—	—
Plantago depressa Schlecht.	—	4	—	—	—	—	—
Geum allepicum Jacq.	—	$^{2}/_{4}$	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Ассоциации						
	Ranunculus japonicus + Arundinella anomala				Ranunculus japonicus		Menyanthes trifoliata
	субассоциации						
	Geranium davuricum	Trifolium repens	typica	Gentiana triflora	Adenophora tetraphylla	typica	Menyanthes trifoliata
	номер фитоценона						
	1	2	3	4	5	6	7
	число описаний						
	14	12	73	33	21	21	23
	общее проективное покрытие						
	95—100	70—80	75—80	85—90	90—95	90—95	85—95
	видовая насыщенность						
	35	30	45	42	47	43	39
Trifolium pratense L.	—	$^{3}/_{4}$	—	—	—	—	—
Poa pratensis L.	—	3	++	++	+	—	—
Taraxacum officinale Wigg.	—	3	++	+	—	—	—
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	—	3	+	+	—	—	—
Filipendula angustiloba (Turcz.) Maxim.	—	3	++	$^{2}/_{4}$	—	$^{2}/_{5}$	—
Gentiana triflora Pall.	—	—	+	$^{2}/_{4}$	—	+	—
Miscanthus sacchariflorus (Maxim.) Benth.	—	—	+	3	+	++	—
Allium condensatum Turcz.	—	++	+	$^{2}/_{4}$	+	++	—
Spiraea salicifolia L.	—	++	++	$^{2}/_{4}$	+	++	—
Artemisia laciniata Willd.	—	—	+	$^{2}/_{4}$	++	++	—
Menyanthes trifoliata L.	—	—	—	+	—	—	$^{3}/_{4}$
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	—	—	—	—	—	$^{3}/_{4}$
Pedicularis grandiflora Fisch.	—	—	—	—	+	+	3
Equisetum fluviantile L.	—	—	—	—	—	+	$^{2}/_{3}$
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	—	—	—	—	+	—	3

Примечание. Звездочка означает отсутствие данного вида в соответствующем синтаксоне.

режима и флористического богатства лугов, как правило, используется чаще, чем диагноз присутствием.

Нами выделены три единицы ранга ассоциации и семь — ранга субассоциации. Ассоциации отражают изменения характера растительности вдоль градиента увлажнения. Ассоциация Ranunculus japonicus+Arundinella anomala — остепненные луга (в понимании А. П. Шенникова), ассоциация Ranunculus japonicus — настоящие луга. Болотистые луга в изученной совокупности не выделялись и заключающая ряд ассоциация Menyanthes trifoliata должна рассматриваться в типе растительности низинных травяных болот.

Субассоциации первой ассоциации, если исключить антропогенную Trifolium repens, связаны с местами разного увлажнения: субассоциация Geranium davuricum — с наиболее сухими незаливаемыми местообитаниями, субассоциация Gentiana triflora — с типичными поемными местообитаниями. Разную степень увлажнения отражают и две субассоциации второй ассоциации.

Сокращенная (только с показом диагностических видов) характеристика выделенных синтаксонов приведена в табл. 2. В ней принята следующая система обозначения роли вида в сообществе. Классы постоянства 1 (менее 20%) и 2 (20—49%) обозначены соответственно + и ++. Классы 3 (50—69%), 4 (70—99%), 5 (100%) показаны цифрами. Если вид обилен и нижний квартиль его покрытия в баллах более 1, то он указан цифрой в числителе, а класс постоянства — в знаменателе. В случае, когда оба квартиля (верхний и нижний) выше 1, в числителе указан их интервал. Иными словами, если против вида стоит просто цифра 3, значит вид встречен с постоянством третьего класса, но имел низкое покрытие. Обозначение $^2/_3$ показывает, что вид встретился с тем же постоянством, но интервал его покрытий (квартильный) составлял либо 0—2, либо 1—2, и, наконец, обозначение $2—^3/_4$ соответствует доминанту, который встречался с постоянством четвертого класса и при интервале квартилей покрытия 2—3.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П. (1956). Климат СССР. М., Изд. МГУ. — Васильев В. Н. (1937). Растительность Малого Хингана. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 2. — Вильямс В. Р. (1930). Отчет по маршрутному почвенному обследованию Биробиджанского района. Отчет экспедиции КОМЗЕТА, 1927. М., Изд. КОМЗЕТА. — Габбасов К. К., Миркин Б. М. (1974). *Jurko A.* Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia (Praha, 1973, 45, 1). (Рец.). Бот. ж., 59, 8. — Данилов С. И. (1937). Динамика вегетации луговой растительности Биробиджана под влиянием выпаса. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., 2. — Кац Н. Я. (1932). Болота Биробиджанского района ДВК. Мелиорация и торф, 1. — Колесников Б. П. (1963). Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его природных ресурсов. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 6. Хабаровск, Приамур. фил. ВГО СССР. — Корецкая Л. А. (1962). Природные условия и естественные кормовые ресурсы бассейна Амура. М., Изд. АН СССР. — Куренцова Г. Э. (1967). Очерк растительности Еврейской автономной области. Тр. БПИ ДВФ СО АН СССР. Владивосток, Дальневост. кн. изд. — Миркин Б. М., Гареева Л. Г. (1978). О флористическом понимании лугового типа растительности. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука. — Петров Е. С. (1973). Климатическое районирование Хабаровского края. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 12. Хабаровск. — Тильба А. П. (1960). Пойменная растительность реки Амура. Амурский сборник, 2. Хабаровск, Приамур. фил. ВГО СССР. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. Л., Изд. ЛГУ. — Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia (Praha, 45, 1).

Хабаровский комплексный
научно-исследовательский институт
ДВНЦ АН СССР.

Получено 5 VII 1979.

УДК 581.132 : 582.272

К. Я. Биль, В. М. Медянников

УЛЬТРАСТРУКТУРА ТАЛЛОМА И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА В МОРСКОЙ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *SARGASSUM PALLIDUM* (*SARGASSACEAE*)

K. YA. BIL', V. M. MEDIANNIKOV. THE ULTRASTRUCTURE OF TALLOME AND TRANSPORT OF PHOTOSYNTHETIC PRODUCTS IN BROWN SEA ALGAE *SARGASSUM PALLIDUM* (*SARGASSACEAE*)

Радиоизотопным методом обнаружены места первичной фиксации углекислоты у морской бурой водоросли *Sargassum pallidum*, изучены возможности передвижения C^{14}-ассимилятов по таллому и пути их межклеточного перераспределения. Выявлены ультраструктурные приспособления, которые могут препятствовать вымыванию продуктов фотосинтеза из организма у данного макрофита и способствовать перераспределению их между зонами потребления. Обсуждается возможность симпластного (по эндопласту) транспорта веществ на далекие и близкие расстояния.

Передвижение веществ является фактором, обеспечивающим координацию функций между различными органами высших растений. При этом продукты фотосинтеза из клеток, ассимилирующих углекислоту, оттекают в проводящую систему, а затем по ней в основном виде свободных сахаров поступают к зонам потребления (зоны роста, запасающие ткани и т. п.) (Курсанов, 1976).

Подобный процесс имеет место и у ряда морских многоклеточных водорослей (Parker, 1965; Schmitz et al., 1972; Карпов, Медянников, 1978). Структурная организация талломов у таких макрофитов, как, например, *Macrocystis*, *Neurocystis*, *Laminaria*, *Sargassum*, позволяет использовать их для изучения возможных путей и механизмов транспорта фотоассимилятов как более простые объекты по сравнению с высшими сосудистыми растениями (Parker, 1965).

Следует, однако, учитывать, что характер распределения ассимилятов по таллому у многоклеточных водорослей обусловлен наличием потребителей, количество и активность которых в ходе онтогенеза меняются. В зависимости от этого может иметь место различный вид транспорта: базипетальный, акропетальный, базипетальный и акропетальный одновременно, обмен ассимилятами между отдельными участками таллома или использование их в местах синтеза (Parker, 1965; Schmitz et al., 1972; Schmitz, Srivastava, 1975).

В то же время пути и механизм межклеточного перераспределения продуктов фотосинтеза у таллофитов с продвинутой морфологической дифференциацией изучены еще недостаточно.

Для выявления возможных путей транспорта ассимилятов по таллому *Sargassum pallidum* нами были проведены исследования его ультраструктуры и топография продуктов фотосинтеза.

Материал и методика

Sargassum pallidum (Turn) C. Ag. принадлежит к отделу бурых водорослей (*Phaeophyta*, класс *Cyclosporophyceae*, сем. *Sargassaceae*) и представляет собой морской многоклеточный организм, широко распространенный на Дальнем Востоке («Жизнь растений», 3, 1977).

Крупное слоевище у *S. pallidum* дифференцировано на короткий стволик, оканчивающийся конусовидным диском, крепящим водоросль к грунту, и широкопоставленные ветви, на которых развиваются многочисленные листообразные пластины («листья»). Обычно у основания слоевища «листья» имеют яйцевидную или удлиненную овальную форму, выше — они мельче и уже. В пазухах листообразных пластин развиваются воздушные, шаровидные пузыри, удерживающие ветви в воде в вертикальном положении, и новые листообразные пластины. Растения этого вида — многолетние и раздельнополые. Выход гамет у водорослей, обитающих в заливе Петра Великого, происходит с конца июня до августа.

Для исследований брали талломы *S. pallidum* после выхода гамет (в августе—сентябре) с хорошо освещенного мелководья в зоне зал. Петра Великого (Японское море) на глубине 0.5—1.5 м, в основном молодые, неповрежденные экземпляры. Для световой и температурной адаптации их помещали в аквариумы с проточной морской водой.

Изучение топографии и определение скорости распределения ассимилятов проводили на целых растениях (Карпов, Медянников, 1978). При выяснении путей оттока спирто- и водорастворимых продуктов фотосинтеза в тканях таллома пользовались микрорадиоавтографическим методом (Приступа, 1972).

Для исследования ультраструктуры таллома кусочки (2—4 мм^2) различных тканей фиксировали 5% глутаровым альдегидом на морской воде pH 7.8 в течение 24 ч при 0—4° C. Затем образцы отмывали 0.2 M какодилатным буфером pH 7.2 и дофиксировали на холоду 4 ч 2% четырехокисью осмия на 0.2 M какодилатном буфере pH 7.4. После фиксации материал обезвоживали в спиртах повышающейся концентрации с окраской насыщенным уранилацетатом в 70% этаноле и заключали в эпон 812.

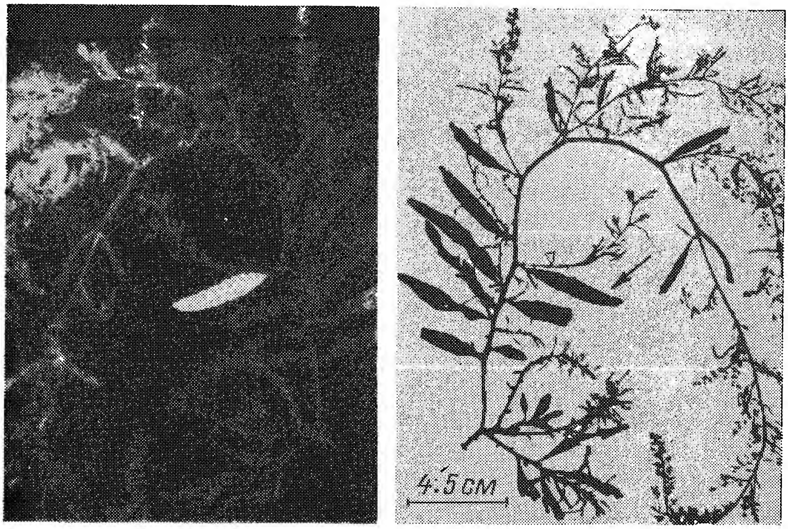


Рис. 2. Радиоавтограф (*слева*) и фотография целого растения *Sargassum pallidum*.

Экспозиция в морской воде с $H^{14}CO_3^-$ на свету 5 мин и последующий отток в течение 20 мин. *Стрелкой* указано место введения изотопной метки.

Срезы, приготовленные на ультрамикротоме LKB, докрашивали водным раствором цитрата свинца и просматривали в электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты и обсуждение

Согласно литературным данным (Зинова, 1967) и нашим наблюдениям, в листообразных пластинах у *S. pallidum* на уровне оптической микроскопии можно различить два основных типа тканей: коровой слой, состоящий из 2—3 рядов мелких клеток, и внутреннюю ткань, которая представлена крупными, сильно вакуолизированными клетками (30—55×20—30 мкм) (рис. 1, *А* — см. вклейку).

Стебель и ветви всех порядков отличаются от листообразных пластин тем, что в центре у них имеется ткань, состоящая из большой группы мелких, не содержащих хлоропластов клеток (рис. 1, *В*). Следует отметить, что по центральной оси у листообразных пластин также встречается группа мелких клеток, напоминающих проводящую систему высших растений (рис. 1, *Б*).

У некоторых бурых водорослей (ламинариевых) проводящая система более высокоорганизованная и, как правило, представлена трубчатыми нитями, ситовидными трубками и слизистыми каналами (Parker, Huber, 1965; Schmitz, Srivastava, 1975). Однако у *S. pallidum* мы не обнаружили характерных для ламинариевых элементов проводящих путей. Аналогичные результаты были получены и на других видах саргассума (Ikemori, Nishida, 1967). В то же время результаты изучения топографии распределения меченых ассимилятов на целом талломе *S. palludum* показывают (рис. 2), что C^{14}, введенный в одну из листообразных пластин на свету в виде $H^{14}CO_3^-$, быстро распространяется по всему организму. Уже через несколько минут C^{14}-ассимиляты появляются в ветвях, других листообразных пластинах и особенно в молодых растущих участках.

Если исходить из предположения, что в листообразных пластинах нет специализированной проводящей системы или она выражена крайне слабо, то возникает вопрос, каким образом за короткие временные интервалы происходит не только усвоение углекислоты, но и перемещение фотоассимилятов на значительные расстояния?

Для выяснения данного вопроса мы изучили характер межтканевого перераспределения спирто-водорастворимых и нерастворимых соединений методом микрорадиоавтографии.

На рис. 3 (см. вклейку) представлены поперечный срез через листообразную пластину (рис. 3, *А*) и микрорадиоавтографы, полученные через 5 мин фотосинтеза с $H^{14}CO_3^-$ (рис. 3, *Б*) и дополнительного выдерживания в морской воде без радиоактивного углерода еще 20 мин (рис. 3, *В*). Видно, что фиксация углекислоты происходит в клетках корового слоя. При последующем освещении или затенении «листа» C^{14}-ассимиляты переходят в среднюю часть листообразной пластины без какого-либо концентрирования в определенных клетках.

Автографы, аналогичные представленному на рис. 3, *В*, были получены при оттоке C^{14}-ассимилятов из «листьев» в течение 3 ч и более. Этот факт дает основание предполагать, что у *S. pallidum* транспортной зоной фотоассимилятов в листообразных пластинах являются крупные вакуолизированные клетки. Не исключена возможность, что продукты фотосинтеза из корового слоя по этим клеткам направляются в средний нерв листа, откуда по транспортной зоне (клеткам центрального слоя) ветвей (Биль и др., 1978) поступают к потребителям.

Анализируя микрорадиоавтографы, мы обратили внимание на тот факт, что даже при длительном оттоке C^{14}-ассимилятов по таллому из «листа» в клетках его корового слоя сохраняется радиоактивная метка. В экспериментах по вымыванию спирто- и водорастворимых C^{14}-соединений из срезов с последующим их экспонированием на фотоэмульсии обнаружилось, что в коровом слое действительно остается радиоактивный углерод.

Радиометрический анализ различных участков таллома *S. pallidum* после введения в один из «листьев» $H^{14}CO_3^-$ и последующего перераспределения радиоактивности показал, что даже после 24-часового оттока в другие органы поступает не более 10—25% от образуемых C^{14}-фотоассимилятов. После удаления из экспонированной с $H^{14}CO_3^-$ листообразной пластины радиоактивных спирто- и водорастворимой фракции, крахмала и белков в ней все же остается свыше 30% C^{14}. Следует впрочем отметить, что отток C^{14}-ассимилятов по таллому *S. pallidum* изменчив и в значительной мере зависит от времени года, в весенне-летний период он наивысший.

Тем не менее, сопоставляя изложенное выше, можно предполагать, что у *S. pallidum* в клетках корового слоя C^{14} включается не только в транспортируемый по таллому шестиуглеродный сахароспирт — маннит (Биль и др., 1978), но и в другие, негидролизуемые диастазой и трипсином соединения. Не исключено, например, что выявляемые с помощью электронной микроскопии в клетках корового слоя волокнистые образования, заключенные в капсулы (рис. 4, *А* — см. вклейку), представляют собой резервный полисахарид — ламинарин, который ранее был обнаружен у бурой водоросли *Eisenia bicyclis* (Yamaguchi et al., 1969).

Результаты микрорадиоавтографических экспериментов с использованием C^{14} позволили определить локализацию радиоактивных веществ на тканевом уровне, но, к сожалению, разрешающая способность данного метода не позволяет получить ответ на вопрос о возможных путях перемещения C^{14}-ассимилятов между смежными клетками и на далекие расстояния.

Согласно существующим в настоящее время точкам зрения, ассимиляты в листе из фотосинтезирующих областей к зонам потребления могут поступать либо симпластически (по цитоплазмам последовательно соединенных клеток), либо за их пределами (апопластно) (Курсанов, 1976).

Каким из этих двух путей или, может быть, при их сочетании происходит транспорт продуктов фотосинтеза в талломе у *S. pallidum*?

Прямого ответа мы получить не смогли из-за отсутствия эффективных методов, которые могли бы позволить на уровне электронной микроскопии выявить транспортирующиеся соединения в тех или иных участках клеток. Однако изучение ультраструктуры таллома *S. pallidum* и серия экспериментов по определению возможности поступления C^{14}-ассимилятов в окружающую водоросль среду (см. ниже) могут свидетельствовать о симпластическом транспорте продуктов фотосинтеза у данной водоросли как на близкие, так и на далекие расстояния.

Уже начиная с уровня оптической микроскопии видно (рис. 1), что все типы клеток окружены довольно толстыми (2—2.5 мкм) оболочками. При этом таллом *S. pallidum* отделен от наружной среды защитным слоем (до 1 мкм), по-видимому, органически связанным с клеточными стенками (рис. 5, *А* — см. вклейку). Возможно, у данной водоросли имеет место процесс адструкции, т. е. скопления кутина на поверхности оболочек наружных клеток, в результате чего образуется дополнительный твердый покров — кутикула (Седова, 1977). Не исключено также, что в полостях этого слоя находятся ферменты, ответственные за образование слизи, которая способствует уменьшению сопротивления водоросли потокам воды и трения ее о подводные камни и другие предметы, а также в какой-то мере может препятствовать процессу вымывания продуктов фотосинтеза. Подобного рода структуру поверхностных клеток имеют представители других видов бурых водорослей, в частности *Laminaria* (Davies et al., 1973).

Электронномикроскопический просмотр структур различных типов клеток показал, что в них, как и в автотрофных клетках высших растений, содержатся свободные и связанные с мембранами рибосомы; аппарат Гольджи, который, как правило, представлен множеством сгруппированных в виде подковы цистерн и везикул (рис. 4, *Б*), ядро, митохондрии и пластиды (рис. 4, *Б—Г*). Митохондрии, ограниченные двойной мембраной, имеют размеры до 1.5 мкм и могут быть округлой, гантелевидной (рис. 4, *В*) или продолговатой формы (рис. 4, *А*, *Б*). Чаще всего они расположены по соседству с хлоропластами или ядром (рис. 4, *Б*, *В*). В пределах одной клетки число митохондрий и хлоропластов варьирует в зависимости от возраста и функционального состояния клетки.

Обращает на себя внимание фотосинтетический аппарат, который у *S. pallidum* представлен хорошо развитыми пластидами овальной формы (по длинной оси до 3.5 мкм), преимущественно находящимися в клетках корового слоя. Во внутренних тканях хлоропласты встречаются редко, однако они имеют структуру, аналогичную пластидам корового слоя. Особенностью хлоропластов *S. pallidum*, как и других бурых водорослей (Böger, Kiermayer, 1974), является то, что снаружи они окружены эндоплазматическим ретикулумом (рис. 4, *Г*, *Д*), а мембранная система, расположенная в строме значительной электронной плотности, представлена, как правило, строенными тилакоидами (рис. 4, *Б*, *Г*, *Д*), вытянутыми вдоль длинной оси пластиды. На определенных участках эти граны (тройные ламеллы) могут разлипаться или, наоборот, соединяться в небольшие стопки. Иногда в клетках встречаются хлоропласты, в которых тилакоидная система объединена в единую грану.

Известно, что у бурых водорослей НАДФ·Н необходим не только для функционирования пентозофосфатного восстановительного цикла, но и для образования из гексоз маннита (Курсанов, 1976), являющегося у *S. pallidum* единственной транспортной формой продуктов фотосинтеза по таллому (Биль и др., 1978).

Поскольку в настоящее время почти не вызывает сомнений необходимость контактов между тилакоидами для нормального функционирования электронтранспортной цепи (Ладыгин, Биль, 1979), можно предполагать, что в хлоропластах *S. pallidum* образование дополнительного восстановителя происходит за счет увеличения площади слипания тилакоидов, что приводит к возрастанию числа функционирующих компонентов фотосистемы II.

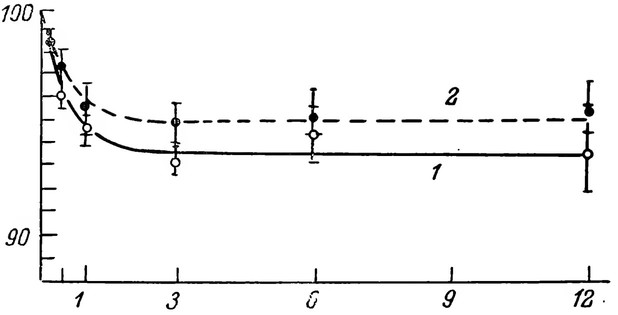


Рис. 6. Кинетика вымывания C^{14}-фотоассимилятов из таллома (*1*) и отделенной листообразной пластины (*2*).

Экспозиция на свету с $H^{14}CO_3^-$ — 1 мин.
По оси ординат — процент от общей радиоактивности,
по оси абсцисс — время, ч.

В оболочках всех типов клеток имеются утонченные (до 1 мкм) участки (поры) (рис. 5, *Б*) с диаметром 6—10 мкм, причем поровые поля ориентированы таким образом, что ряды клеток корового слоя содержат их только в направлении, перпендикулярном плоскости таллома, а клеточные стенки внутренних тканей — во всех направлениях. Сквозь поры проходят простые (неразветвленные) симметричные плазмодесмы (рис. 5, *В*, *Г*), диаметр которых колеблется в пределах 0.04—0.06 мкм при средней длине 0.85±0.15 мкм. В зависимости от нахождения плазмодесменного поля (в смежных оболочках клеток корового слоя или внутренних тканей) их количество изменяется от 55 до 120 на 1 $мкм^2$ соответственно. В структуре плазмодесменных канальцев на электронномикроскопических снимках при перпендикулярном их сечении, помимо плазмалеммы, переходящей из клетки в клетку, внутри (коаксильно) просматривается еще одно мембранное кольцо, которое, по-видимому, представляет эндоплазматический тяж. Следовательно, если эндоплазматическая сеть, окружающая хлоропласты, является в каждой клетке непрерывной до плазмодесменных полей, то транспорт маннита к потребителям может происходить не по всей цитоплазме, а путем продольного скольжения по внутренним мембранным поверхностям или в жидкой фазе этой сети. Естественно, мы не исключаем возможности обмена по эндоплазматическому ретикулуму между клетками и других соединений, например определенных белков, аминокислот, генетической информации и т. п.

Обращает на себя внимание и тот факт, что вокруг каждого плазмодесменного канальца видны электронпрозрачные участки (рис. 5, *В*), которые, по-видимому, являются отложениями каллозы, подобно тому, как это имеет место в районе пор у *Laminaria* (Ziegler, Ruck, 1967). Скорее всего каллоза в талломе *S. pallidium* регулирует скорость транспорта маннита, по необходимости сужая или, наоборот, раскрывая плазмодесменные каналы. Косвенным подтверждением данного предположения могут служить результаты экспериментов, представленные на рис. 6. Видно, что вымывание C^{14}-фотоассимилятов из неповрежденного таллома и отрезанных листообразных пластин практически одинаково и составляет не более 7% от фиксированного углерода. По-видимому, при механическом повреждении таллома *S. pallidum* срабатывает каллозный механизм «запирания» плазмодесменных канальцев (Hartmann, Eschrich, 1969), в результате чего транспортирующиеся ассимиляты не выходят в окружающую среду.

Таким образом, изложенные результаты могут свидетельствовать в пользу того, что транспорт фотоассимилятов к активным и пассивным потребителям в талломе *S. pallidum* осуществляется симпластически (по эндопласту).

ЛИТЕРАТУРА

Биль К. Я., Медянников В. М., Карташова Р. И. (1978). Образование продуктов фотосинтеза и их перераспределение в талломе морской бурой водоросли *Sargassum pallidum.* Тез. докл. II Всес. конф. «Биохимические и биофизические механизмы транспорта веществ у растений и его регуляция». Горький. — Жизнь растений. (1977). Т. 3. М., Просвещение. — Зинова А. Д. (1967). Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М., Наука. — Карпов Е. А., Медянников В. М. (1978). Распределение радиоактивных изотопов углерода и фосфора в талломах морской водоросли *Sargassum pallidum.* В кн.: Экологические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. Владивосток. — Курсанов А. Л. (1976). Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука. — Ладыгин В. Г., Биль К. Я. (1979). Распределение хлорофилла между фотосистемой I, фотосистемой II и светособирающим комплексом в хлоропластах зеленых водорослей и C_4-растений. Препринт, Пущино. — Приступа Н. А. (1972). Локализация продуктов кратковременного фотосинтеза в тканях листа кукурузы. Физиол. раст. 19, 3. — Седова Т. В. (1977). Основы цитологии водорослей. Л., Наука. — Böger P., Kiermayer O. (1974). Elektron microscopy of plastids of *Bumilleriopsis filiformis.* Arch. Microbiol., 98, 3. — Davies J. M., Ferrier N. C., Johnston C. S. (1973). The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria.* J. Mar. Biol. Assec. U. K., 53, 2. — Hartmann T., Eschrich W. (1969). Stofftransport in Rotalgen. Planta, 85. — Ikemori M., Nishida K. (1967). Translocation of assimilates in *Sargassum*, and photosynthetic and respiratory activity in various part of the fronds. Ann. Rep. Not. Mar. Lab., 7. — Parker B. C. (1965). Translocation in the giant kelp. Macrocystis. I. Rates, direction, quantity of C^{14}-labelled products and fluorescens. J. Phycol., 1. — Parker B. C., Huber J. (1965). Translocation in Macrocystis. II. Fine structure of the sieve tubes. J. Phycol., 1. — Schmitz K., Lüning K., Willennbrink J. (1972). CO_2-Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. II. Zum Ferntransport ^{14}C-markierter Assimilate bei *Laminaria hyperborea* und *Laminaria saccharina.* Z. Pflanzenphysiol., 67. — Schmitz K., Srivastava L. M. (1975). On the fine structure of sieve tubes and the physiology of assimilate transport in *Alaria marginata.* Canad. J. Bot., 43. — Yamaguchi T., Ikawa T., Nisizawa K. (1969). Pathway of mannitol formation during photosynthesis in brown algae. Plant Cell Physiol., 10. — Ziegler H., Ruck I. (1967). Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. III. Die «Trompetenzellen» von Laminaria—Arten. Planta, 73.

Институт фотосинтеза АН СССР,
Пущино,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 I 1980.

УДК 582.26 (571.65)

В. Г. Харитонов

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НА СЕВЕРЕ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. G. KHARITONOV. ON THE PARTICULARITIES OF DISTRIBUTION OF DIATOMS IN THE NORTH OF THE MAGADAN DISTRICT

Дан структурно-флористический анализ нескольких флор диатомовых водорослей севера Магаданской области. Обсуждается широтно-географическая приуроченность некоторых таксономических групп диатомей. Отмечаются определенные закономерности в изменении структуры изученных флор в меридиональном направлении.

При изучении диатомовой флоры бассейна р. Анадырь нами были исследованы также и многие другие водоемы Магаданской обл. К ним принадлежат водоемы различной широтно-географической приуроченности, в частности равнинные арктические о. Врангеля, Чукотского п-ова, более южного — Пенжинского бассейна и некоторые водотоки окрестностей г. Магадана (Харитонов, 1978а, 1978б, 1981а). Это позволило составить определенное представление о видовом составе диатомовых водорослей региона в целом и создало возможность провести структурно-флористический анализ изученных флор.

Изучение высокоранговых таксономических групп диатомовых водорослей оз. Майорского с учетом распространения слагающих их видов в пределах севера Магаданской обл. дало представление о структуре исследованной флоры и ее месте в регионе. Комплекс диатомей оз. Майорского занимает промежуточное положение между альгофлорами арктических водоемов о. Врангеля и более южными водоемами Пенжинского бассейна (табл. 1). Выявляется и определенная тенденция к изменению состава некоторых групп видов в меридиональном направлении.

ТАБЛИЦА 1

Распределение диатомей по систематическим группам в зависимости от широтно-географического расположения водоемов (количество видов, в %)

Систематическая группа	Водоемы		
	о. Врангеля	оз. Майорского	Пенжинского бассейна
Класс *Pennatophyceae*			
Порядок *Araphales*	15.2	18.0	30.6
Raphales	84.8	82.0	69.4
Подпорядок *Raphidioineae*	19.0	19.2	28.5
Monoraphineae	3.8	4.5	2.4
Diraphineae	54.4	41.7	28.5
Aulonoraphineae	7.6	16.6	10.0

В целом создается впечатление, что более высокоорганизованные в филогенетическом отношении группы видов весьма успешно конкурируют с видами менее высокоорганизованными в условиях жесткого лимита экологических ниш. Особенно ярко эта тенденция проявлется при сопоставлении подпорядков *Raphidioineae* и *Diraphineae* порядка *Raphales*.

Отмеченная особенность подтверждается при сравнении родовых и видовых индексов (Шмидт, 1974) семейств *Eunotiaceae* Kütz. и *Naviculaceae* West., а также видовых индексов родов *Eunotia* Ehr., *Pinnularia* Ehr. и *Cymbella* Ag. Из табл. 2 видно, что при продвижении на север доля навикулоидных диатомей в изученных флорах повышается (строка 1), хотя относительное количество родов в этой группе водорослей падает (строка 2). Подобную зависимость, по всей вероятности, можно объяснить как различными адаптационными свойствами представителей того или иного рода в семействе навикулоидных, так и неодинаковой степенью их конкурентоспособности в условиях лимита экологических ниш. Общее нарастание относительной доли представителей подпорядка *Diraphineae* порядка *Raphales* в более северных водоемах Магаданской обл.

ТАБЛИЦА 2

Изменение родовых и видовых индексов во флорах диатомей в зависимости от широтно-географического расположения водоемов

Индекс	Водоемы		
	о. Врангеля	оз. Майорского	Пенжинского бассейна
$J_{\text{вид}} \dfrac{N_{\text{вид}}\ Eunotiaceae}{N'_{\text{вид}}\ Naviculaceae}$	0.40	0.47	1.00
$J_{\text{род}} \dfrac{N_{\text{род}}\ Eunotiaceae}{N'_{\text{род}}\ Naviculaceae}$	0.25	0.18	0.12

обусловлено, как правило, самой природной обстановкой — отсутствие достаточно обширных и глубоких водоемов ведет к выпадению из флор планктонных диатомей прежде всего из класса *Centrophyceae*, а также некоторых представителей порядка *Araphales* класса *Pennatophyceae*. Ограниченная сеть постоянных водотоков сдерживает развитие реофильных ценозов, куда входят многие представители из порядка *Araphales* и подпорядка *Monoraphineae* порядка *Raphales*. На обширных участках кочкарно-пушицевой кустарничково-моховой тундры в изобилии представлены водоемы (мочажинки, небольшие термокарстовые озера, полигональные болота и т. д.), где практически отсутствуют диатомеи из подпорядка *Aulonoraphineae* порядка *Raphales*. Сказывается наличие близкого к поверхности водоупора льдистой вечной мерзлоты. Таким образом, сем. *Naviculaceae* не только наиболее высокоразвитая группа из распространенных на севере Магаданской обл. диатомей, но и обладающая наиболее широким спектром адаптационной пластичности. Так, например, в водоемах о. Врангеля среди навикулоидных диатомей почти 20% космополитов, индифферентных в отношении основных экологических факторов — активной реакции воды и минерализации. Многие из них относятся к группе эвритермных и эвритопных организмов. Все это безусловно позволяет представителям сем. *Naviculaceae* успешно выдерживать не только конкуренцию за лимитирующие факторы среды в уже освоенных водоемах, но и весьма активно внедряться в давно сложившиеся альгоценозы.

Как упоминалось выше (табл. 2, строка 2), представители разных родов сем. *Naviculaceae* обладают разной степенью активности в освоении более северных биотопов. Так, например, данные табл. 3 указывают, что хотя относительная доля диатомовых водорослей из родов *Cymbella* и *Pinnularia* в изученных флорах к северу увеличивается (первые две строки), значимость их различна (строка 3). В водоемах Пенжинского бассейна роды *Cymbella* и *Pinnularia* представлены в равной степени ($J=1$), в то время как в оз. Майорском и водоемах о. Врагеля преобладают виды из рода *Pinnularia*, причем на о. Врангеля их роль больше. Иначе говоря, в условиях Арктики представители из рода *Pinnularia*, видимо, более конкурентноспособны в освоении экологических ниш, чем виды рода *Cymbella*.

ТАБЛИЦА 3

Изменение видовых индексов во флорах диатомей в зависимости от широтно-географического расположения водоемов

Индекс	Водоемы		
	о. Врангеля	оз. Майорского	Пенжинского бассейна
$J_{\text{вид}} \dfrac{N_{\text{вид}}\ \textit{Eunotia}}{N^1_{\text{вид}}\ \textit{Cymbella}}$	1.83	2.25	4.00
$J_{\text{вид}} \dfrac{N_{\text{вид}}\ \textit{Eunotia}}{N^1_{\text{вид}}\ \textit{Pinnularia}}$	1.10	1.93	4.00
$J_{\text{вид}} \dfrac{N_{\text{вид}}\ \textit{Pinnularia}}{N^1_{\text{вид}}\ \textit{Cymbella}}$	1.66	1.16	1.00

Сравнение изученных флор по коэффициентам сходства систематических структур также выявило некоторые особенности их формирования. При сравнении мы принимали во внимание число видов того или иного рода диатомей в процентах от числа всех видов в конкретной флоре, т. е. в основе сравнения находился вполне определенный ранг A того или иного рода. Вычисление показателя корреляции рангов проводилась по формуле Спирмена (Урбах, 1963)

$$P^s = 1 - \frac{6\sum d^2}{N(N^2-1)}.$$

В анализ были включены не все 35 родов, а лишь 10 ($N=10$), наиболее характерных во всех сравниваемых флорах. Для определения сходства систематических структур тех или иных флор, как уже указывалось (Седельников, 1977), различие в величине территорий и количестве видов не имеет принципиального значения, так как в основе сравнения лежит не числовой показатель, а ранг — в данном случае родового таксона. Так, например, степень сходства P^s систематических структур изученных флор диатомовых водорослей оз. Майорского (бассейн р. Анадырь) и водоемов о. Врангеля равна 0.66, а сходство флор оз. Майорского и оз. Эльгытытгын (бассейн Анадыря) — 0.89. Подобное явление, нам думается, дает основание предполагать, что формирование указанных флор диатомей находится в более тесной зависимости от широтно-географического расположения водоемов, чем от условий, существующих в том или ином водоеме. Оз. Эльгыгытгын — горный, ультраолиготрофный холодноводный и глубоководный бассейн, в котором отсутствуют как высшая водная растительность, так и макроскопические водоросли. Оз. Майорское, наоборот, — небольшой равнинный эвтрофный водоем с обильными зарослями гидрофитов (Харитонов, 1980, 1981б).

Кроме сравнения флор по их структуре, мы провели сравнение на видовом уровне, позволяющее вскрыть генетические связи рассматриваемых флор. Для этой цели был применен коэффициент флористического сходства Серенсена (Sörensen, 1948)

$$K_{\mathrm{Se}} = \frac{2c}{a+b}.$$

Полученные данные свидетельствуют о том, что наибольшая связь опять-таки наблюдается между флорами диатомей из водоемов бассейна р. Анадырь. K_{Se} между диатомовыми водорослями оз. Майорского и водоемами Еропольской тундры равен 0.46; оз. Майорским и оз. Эльгыгытгын — 0.41, в то время как коэффициент сходства K_{Se} между диатомеями оз. Майорского и водоемами о. Врангеля лишь 0.35.

Таким образом, в результате проведенного анализа наметились некоторые различия в формировании диатомовых флор в зависимости от широтно-географического расположения водоемов. В частности, обозначилась тенденция к увеличению относительного участия видов подпорядка *Diraphineae* в составе более северных флор и одновременное уменьшение относительного количества родов этой таксономической группы.

ЛИТЕРАТУРА

Седельников В. П. (1977). Структура и генетические связи высокогорной флоры Кузнецкого Алатау. Бот. ж., 62, 5. — Урбах В. Ю. (1963). Математическая статистика для биологов и медиков. М., Изд. АН СССР. — Харитонов В. Г. (1978а). О диатомовых водорослях р. Анадырь. Нов. сист. низш. раст., 15. — Харитонов В. Г. (1978б). К изучению диатомовых водорослей пресных водоемов Чукотского полуострова. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. — Харитонов В. Г. (1980). Диатомовые водоросли оз. Эльгыгытгын (Анадырский район). Бот. ж., 62, 11. — Харитонов В. Г. (1981а). Диатомовые водоросли пресных водоемов о-ва Врангеля. Нов. сист. низш. раст., 18. — Харитонов В. Г. (1981б). Диатомовые водоросли оз. Майорского (Анадырский район). Бот. ж., 66, 4. — Шмидт В. М. (1974). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — Sörensen T. (1948). A method of establishing groups of eguae amplitudi in plant sociology bared on similarity of species content. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Krift., 5, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 III 1980.

УДК 581.3 : 582.734.6

Н. П. Березенко

ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ И РОСТ ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК В ТКАНЯХ ПЕСТИКА НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ВИШНИ

N. P. BERESENKO. THE GROWTH OF POLLEN AND POLLEN TUBES IN PISTIL TISSUES IN SOME CHERRY VARIETIES

Изложен материал о прорастании пыльцы и росте пыльцевых трубок в тканях пестика пяти сортов вишни. Приведены соответствующие данные, полученные с помощью люминесцентного микроскопа, о росте пыльцевых трубок при самоопылении, перекрестном и свободном опылениях.

В селекции плодовых при подборе опылителей немаловажное значение имеют данные о характере прорастания пыльцы на рыльце пестика и проникновении пыльцевых трубок в завязь. Такие данные помогают определить, самоплодный или самобесплодный тот или иной сорт вишни. Б. Крен, Ч. Лоуренс (1936) указывают, что у сортов вишни существует самонесовместимость. М. Т. Оратовский (1935) все сорта вишни разделяет на три группы: самобесплодные, практически самобесплодные и самоплодные. О самобесплодности большинства сортов вишни приводятся сведения в работах И. Н. Рябова, А. Н. Рябовой (1966), Х. К. Еникеева (1966), А. А. Волошиной (1970), В. В. Беспечальной с соавторами (1973).

Выявление степени самоплодности у сортов вишни является одной из первоочередных задач в ее селекции. В последнее время в садоводстве и виноградарстве для выявления совместимости и несовместимости, для изучения роста пыльцевых трубок начали применять люминесцентный метод исследования (Литвак, 1971, 1978; Удачина и др., 1976), который дает возможность проследить за прорастанием пыльцы и ростом пыльцевых трубок, начиная от рыльца и кончая семяпочкой. В настоящей статье представлены результаты изучения роста пыльцевых трубок в тканях пестика пяти сортов вишни методом люминесцентной микроскопии.

Материал и методика исследований

Рост пыльцевых трубок (ПТ) исследовался у следующих сортов вишни: Чернокорка, Жуковская, Евгения, Гриот Остгеймский, Любская. Для исследования взяты 15 комбинаций скрещивания: 1) Чернокорка×Чернокорка, 2) Чернокорка×Гриот Остгеймский, 3) Чернокорка — свободное опыление, 4) Жуковская×Жуковская, 5) Жуковская×Любская, 6) Жуковская — свободное опыление, 7) Евгения×Евгения, 9) Евгения×Гриот Подбельский, 9) Евгения — свободное опыление, 10) Любская×Любская, 11) Любская×Жуковская, 12) Любская — свободное опыление, 13) Гриот Остгеймский×Гриот Остгеймский, 14) Гриот Остгеймский×Чернокорка, 15) Гриот Остгеймский — свободное опыление.

Препараты для люминесцентной микроскопии изготовляли по известной методике И. Кхо, Д. Байер (1969) в нашей модификации. Опытным путем установлено, что изготовления препаратов для люминесцентной микроскопии следует проводить в такой последовательности:

1 — фиксация пестиков в растворе Карнуа (1 : 3 : 6) на протяжении 6—12 ч; 2 — двухразовая промывка материала в 70°-м спирте; 3 — перенос пестиков в новую порцию 70°-го спирта и хранение в нем до дня изготовления препаратов; 4 — мацерация в 2—4 нормальном растворе NaOH на протяжении 6—4 ч; 5 — двухразовая промывка материала водопроводной, затем дистиллированной водой; 6 — флуорохромирование пестиков в смеси растворов анилинового синего и K_3PO_4 или K_2HPO_4 в соотношении 3 : 1 на протяжении 16 ч; 7 — перенос объекта на предметное стекло в каплю сахарного сиропа (25 г сахара-рафинада растворить в 50 мл дистиллированной воды, выпарить на водяной бане до $^2/_3$ объема),

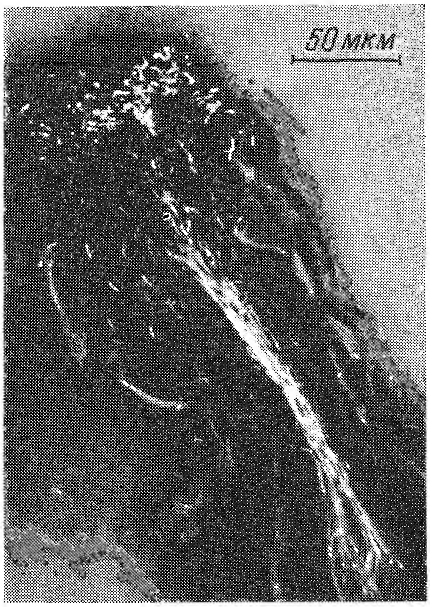


Рис. 1. Пыльцевые трубки у сорта Чернокорка через 48 ч после самоопыления (верхняя часть столбика).

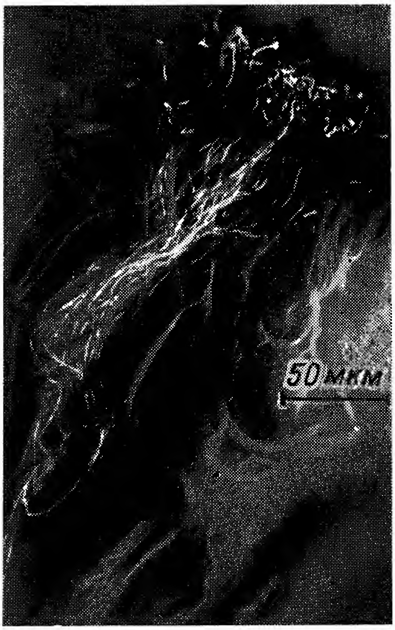


Рис. 2. Пыльцевые трубки у сорта Жуковская через 48 ч после самоопыления (верхняя часть столбика).

накрывание покровным стеклом и раздавливание пестика; 8 — при необходимости (если имеются пузырьки воздуха) с помощью препаровальной иглы следует слегка приподнять край покровного стекла и добавить сироп; 9 — приклеивание края покровного стекла лаком для ногтей или клеем ПВА-М, что дает возможность сохранять препараты в течение нескольких лет.

Методика опыления вишни изложена в нашей более ранней работе (Березенко, 1979).

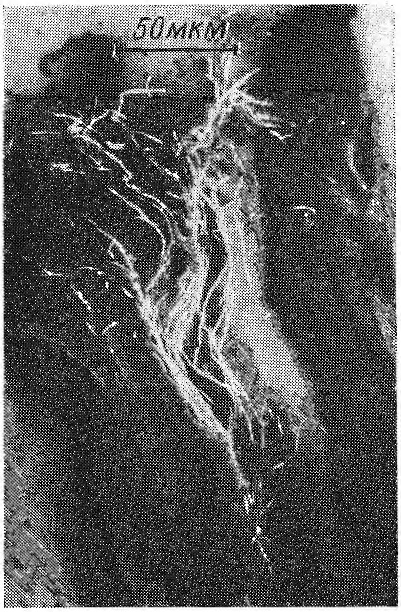
Результаты исследования и их обсуждение

По срокам цветения исследуемые сорта вишни разделяются на раноцветущие (Чернокорка, Гриот Остгеймский, Евгения) и поздноцветущие (Жуковская, Любская). Разница в сроках массового цветения между этими сортами — до 8 дней.

Изучение прорастания пыльцы и роста ПТ в тканях пестика вишни с помощью люминесцентного метода показало, что пыльца своего сорта у исследуемых сортов прорастает по-разному, а ПТ обладают по вариантам различной скоростью роста. Так, через 24 ч после опыления наблюдается следующая картина: в варианте Чернокорка×Чернокорка при длине столбика пестика 9350 мкм ПТ достигали 2805—4645 мкм, т. е. они доростали до $^1/_2$ длины столбика. У сорта Жуковская (длина столбика 6545 мкм) при опылении своей пыльцой в этот период пыльцевые зерна не прорастали, в то время как в 1977 г. ПТ через 24 ч после опыления достигли $^2/_3$ длины столбика. Отсутствие прорастания пыльцы в комбинации скрещивания Жуковская×Жуковская при опылении в 1978 г., по-видимому, объясняется влиянием температурных условий. В 1977 г. во время опыления стояла теплая погода со среднесуточной температурой воздуха 18.0, а минимальной — 16.6° С. В 1978 г. в день опыления среднесуточная температура воздуха равнялась 3.6, минимальная — 2.9°.

В варианте самоопыления сорта Евгения (длина столбика пестика 8755 мкм) через 24 ч после опыления наблюдался замедленный рост ПТ.

Рис. 3. Пыльцевые трубки у сорта Гриот Остгеймский через 48 ч после самоопыления (верхняя часть столбика).



В комбинации скрещивания Гриот Остгеймский × Гриот Остгеймский (длина столбика 9350 мкм) длина ПТ варьировала от 3740 до 4675 мкм.

При опылении сорта Любская (1978 г.) своей пыльцой при среднесуточной температуре воздуха 8.3° ПТ через 24 ч имели длину 1870 мкм (длина столбика у сорта Любская 7480 мкм), в то время как в 1977 г. при среднесуточной температуре 15.9° ПТ доросли до завязи. Таким образом, через 24 ч после опыления наибольшая скорость роста ПТ наблюдалась у сортов Гриот Остгеймский и Чернокорка. Однако через 48 ч после самоопыления (рис. 1) ПТ у Чернокорки в глубь столбика не продвинулись. Их рост затормозился, достигнув $^1/_2$—$^2/_3$ длины столбика. Увеличение длины ПТ отсутствовало и через 72, 96 и 120 ч после искусственного нанесения пыльцы.

У сорта Жуковская через 48 ч после самоопыления (рис. 2) проросло мало пыльцевых зерен, длина ПТ варьировала от 1275 до 3740 мкм. Через 72 ч ПТ в глубь пестика не продвинулись, и только в единичных пестиках они через 96 ч наблюдались в завязи. При опылении сорта Гриот Остгеймский своей пыльцой ПТ за это же время имели длину 5015—5610 мкм (рис. 3).

Наименьшая скорость роста ПТ была при самоопылении у сорта Евгения. Через 48 ч после нанесения пыльцы их длина достигла 935—2805 мкм. Наблюдались ПТ с обратным ростом и булавовидным утолщением на концах. В варианте скрещивания Евгения×Евгения ПТ длиной больше 3740 мкм не отмечены. В полевых условиях в этой комбинации скрещивания плоды не завязывались. При самоопылении сорта Любская через 48 ч ПТ продвинулись в тканях пестика на 5610 мкм. В комбинации скрещивания Любская×Любская прорастало очень много пыльцевых зерен. В завязи ПТ наблюдались через 72 ч (рис. 4), а при более благоприятных погодных условиях для опыления (1977 г.) ПТ проникали в завязь через 24 ч после самоопыления. В полевых условиях у сорта Любская при искусственном самоопылении плодов завязывается не меньше, чем при свободном опылении. Так, в 1977 и 1978 гг. при самоопылении у этого сорта завязалось плодов 30.0 и 21.6%, а при свободном опылении — 30.9 и 19.1% соответственно. Сорт вишни Любская в условиях Киевской обл. является стабильно самоплодным. ПТ при самоопылении у сорта Жуковская наблюдались в завязи через 96 ч, а у сорта Гриот Остгеймский — через 120 ч после опыления. У сортов Чернокорка и Евгения ПТ в завязи не обнаружены. Сорта Жуковская, Гриот Остгеймский проявили себя как практически самобесплодные (в полевых условиях завязывается от 1 до 5.4% плодов), а Евгения и Чернокорка — как самобесплодные (плоды не завязываются или завязывается меньше 1% плодов).

Анализируя полученные данные о росте ПТ в тканях пестика в различных вариантах перекрестного опыления, мы установили, что в комбинациях скрещивания Чернокорка×Гриот Остгеймский, Евгения×Гриот Подбельский ПТ прорастали очень медленно. В первой комбинации скрещивания они затормозили свой рост, достигнув 3740 мкм. В материале,

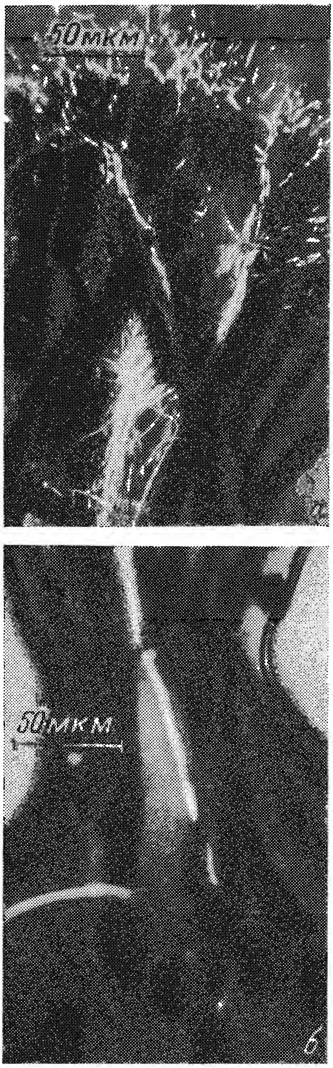


Рис. 4. Пыльцевые трубки у сорта Любская через 72 ч после самоопыления.

а — верхняя часть пестика; *б* — нижняя часть пестика, пыльцевые трубки в завязи.

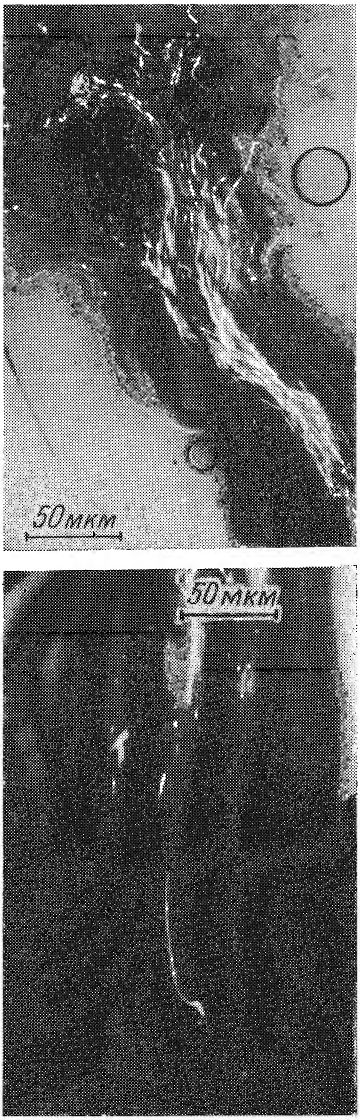


Рис. 5. Пыльцевые трубки в комбинации скрещивания Жуковская×Любская.

а — верхняя часть пестика через 48 ч после опыления; *б* — нижняя часть пестика через 72 ч после опыления.

зафиксированном через 48 ч после опыления, отдельные ПТ проникали в глубь пестика на 5610 мкм. В варианте скрещивания Евгения×Гриот Подбельский ПТ не проросли до завязи. Длина их варьировала в дни исследования от 1870 до 3740, а единичные достигли 7480 мкм. Плоды в этих комбинациях скрещивания в полевых условиях не завязывались. Вероятно, здесь проявилась перекрестная несовместимость этих сортов. В комбинации скрещивания Гриот Остгеймский×Чернокорка через 24 ч ПТ достигали 4675 мкм, а через 72 ч — 7480 мкм. В завязи они наблюдались через 96 и 120 ч. В полевых условиях завязалось 3.4% плодов.

В реципрокных скрещиваниях сортов Любская×Жуковская рост ПТ в тканях пестика проходил более энергично. Так, при опылении сорта Жуковская пыльцой сорта Любская ПТ через 48 ч проникли в глубь пестика на 5610 мкм его длины, а через 72 ч — в завязь (рис. 5).

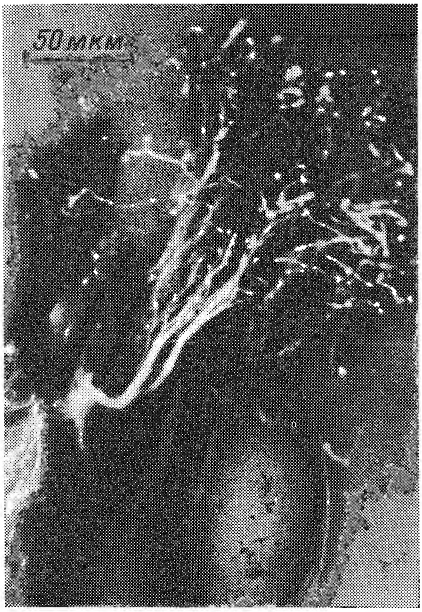


Рис. 6. Пыльцевые трубки в комбинации скрещивания Любская×Жуковская через 48 ч после опыления (верхняя часть столбика).

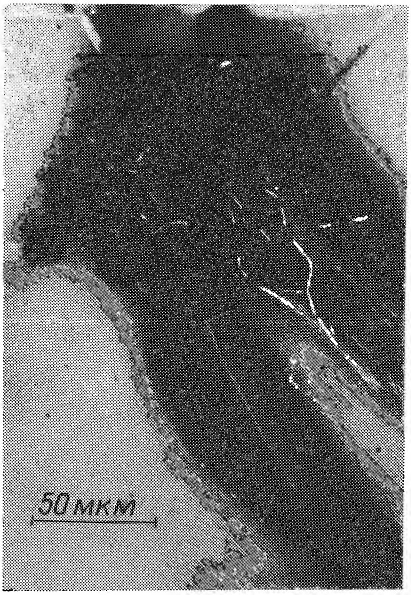


Рис. 7. Пыльцевые трубки у сорта Евгения через 72 ч в условиях свободного опыления (верхняя часть столбика).

В этом варианте при опылении в 1977 г. ПТ наблюдались в завязи через 24 ч после нанесения пыльцы, а через 48 ч — возле микропиле семяпочки. В полевых условиях завязывается 8.1—7.2% плодов. В варианте скрещивания Любская×Жуковская (рис. 6) ПТ через 48 ч после искусственного нанесения пыльцы достигли основания столбика и проросли в завязь. В полевых условиях завязывается 18.5—10.42% плодов. У исследуемых сортов при свободном опылении на рыльце пестика попадает пыльцевых зерен значительно меньше, чем при искусственном нанесении пыльцы. У сортов Жуковская и Евгения через 24 ч в условиях свободного опыления пыльцевые зерна на рыльце пестика отсутствовали. У сорта Евгения прорастало очень мало пыльцевых зерен и через 72 ч, а ПТ имели длину 1275 мкм (рис. 7).

У Чернокорки ПТ через 24 ч проросли только на рыльце столбика, в отдельных пестиках они достигли 5610 мкм. У сорта Любская ПТ проникли в глубь столбика больше чем на $^1/_2$ его длины, а также наблюдались у основания столбика и в завязи (рис. 8).

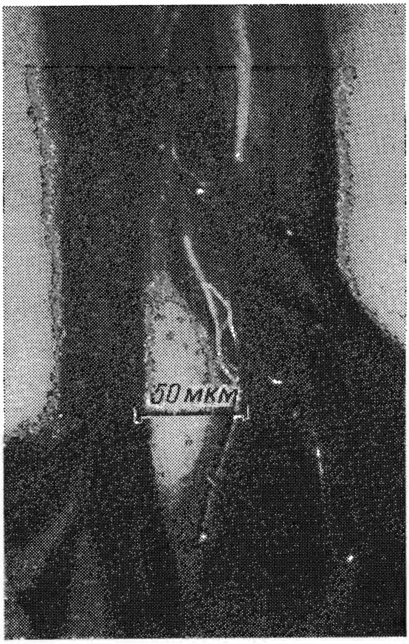


Рис. 8. Пыльцевые трубки у сорта Любская через 24 ч в условиях свободного опыления (пыльцевые трубки у основания столбика и в завязи).

У сорта Гриот Остгеймский через 24 ч в условиях свободного опыления длина ПТ достигала 2805—3740 мкм, а в материале, зафиксированном через 48 ч, пыльцевых зерен на пестике не было. Через 72 ч ПТ наблюдались у основания столбика, через 120 ч — в завязи. У сортов Евгения и Жуковская ПТ отмечены в завязи через 96 ч в условиях свободного опыления, а у сорта Чернокорка — через 120 ч. Таким образом, у сорта Любская ПТ при свободном опылении росли более энергично, чем у других исследуемых сортов.

Исследование роста ПТ у пяти сортов вишни с помощью люминесцентного метода показало следующее:

1. У самоплодных сортов вишни (Любская) рост ПТ в тканях пестика при самоопылении не тормозится и при благоприятных условиях для опыления через 24—72 ч ПТ проникают в завязь.
2. У самобесплодных и практически самобесплодных сортов при самоопылении рыльце пестика не является барьером несовместимости. Рост ПТ тормозится после того, как они достигнут $^{1}/_{2}$—$^{2}/_{3}$ длины пестика.
3. При перекрестном опылении выявилось, что совместимы комбинации Гриот Остгеймский×Чернокорка и реципрокные скрещивания сортов Любская и Жуковская; в других вариантах скрещивания (Евгения×Гриот Подбельский, Чернокорка×Гриот Остгеймский) проявилась, по-видимому, перекрестная несовместимость.
4. При свободном опылении наибольшей скоростью роста обладали ПТ у сорта Любская.

ЛИТЕРАТУРА

Березенко Н. П. (1979). Використання люмінесцентної мікроскопії при вивченні росту пилкових трубок у тканинах маточки *Cerasus vulgaris* Mill. Укр. бот. ж., 35, 2. — Беспечальная В. В., Вуколова А. М., Кужаленко В. Г., Патерило Г. А., Соколов Б. В., Соколова С. А., Смыков В. К., Фрейман И. А. (1973). Косточковые культуры. Кишинев, Картя Молдовеняске. — Волошина А. А. (1970). Жизнедеятельность пыльцы черешни, вишни и их гибридов. Бюл. Никит. бот. сада, 1. — Еникеев Х. К. (1966). Результаты сортоизучения вишни. В кн.: Селекция и сортоизучение плодово-ягодных культур. М., Колос. — Крен Б., Лоуренс Ч. (1936). Генетика садовых и овощных растений. М.; Л., Изд. колхоз. и совхоз. лит. — Кхо И., Байер Д. (1969). Наблюдение за ростом пыльцевых трубок с помощью флуоресценции. Сельск. хоз. за рубежом. Растениеводство, 5. — Литвак А. И. (1971). Люминесцентная микроскопия в исследовании опыления и роста пыльцевых трубок в пестике. В кн.: Генетика и селекция в Молдавии. Кишинев, Штиинца. — Литвак А. И. (1978). Люминесцентная микро- и макроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. Кишинев, Штиинца. — Ортовский М. Т. (1935). Перехресне запилення і самозапилення кісточкових порід. Київ, Харків. — Рябов И. Н., Рябова А. Н. (1966). Взаимная оплодотворяющая способность у сортов черешни и вишни. С.-х. биология, 1, 3. — Удачина Е. Г., Поддубная-Арнольди В. А., Еникеев Х. К. (1976). Исследования роста пыльцевых трубок в пестике вишни методом люминесцентной микроскопии. Бюл. Гл. бот. сада, 101.

Украинский научно-исследовательский
институт садоводства,
Киев.

Получено 19 VII 1979.

УДК 581.9 (584.4)

Ю. И. Молотковский, Ф. И. Николаев

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА «АРАЛ-ПАЙГАМБАР»

YU. I. MOLOTKOVSKY, F. I. NIKOLAYEV. A CONCISE OUTLINE OF THE VEGETATION OF THE RESERVE «ARAL-PAIGAMBAR»

Представлены предварительные итоги изучения растительного покрова заповедника «Арал-Пайгамбар». Приведена краткая характеристика физико-географических условий заповедника и особенностей размещения основных типов растительности на его территории.

Долина реки Амударьи и ее острова в недалеком прошлом характеризовались зарослями густых, труднопроходимых, хорошо выраженных тугайных лесов (Зактрегер, 1927; Русанов, 1934; Граве, 1936; Дробов, 1947, 1951; Коровин, 1961, и др.).

При освоении значительных площадей в долине этой реки под сельскохозяйственные угодья и строительством целого каскада мощных гидроэлектростанций тугаи к настоящему времени почти исчезли. Одним из немногих мест, где они еще сохранились, является заповедник «Арал-Пайгамбар» (остров отшельника [1]) Министерства лесного хозяйства Узбекской ССР.

Заповедник расположен на острове одноименного названия в 20 км от г. Термеза. Рельеф острова равнинный; небольшое повышение местности отмечается лишь в центральной части, где располагаются бугры и гряды перевеянных песков высотой от 2 до 5 м. В некоторых местах встречаются углубления и ложбины — следы прежних русел речных протоков и пересохших озер. Во время ежегодных летних паводков (первый, небольшой, обычно отмечается в апреле и второй, более интенсивный, — в конце июля—начале августа) в таких понижениях неглубоко залегающие (0.5—1.0 м) грунтовые воды выходят на дневную поверхность за счет повышения уровня реки.

В климатическом отношении о. Аралпайгамбар относится к зоне сухих субтропиков с длительным периодом жаркой, сухой погоды и кратковременным периодом похолоданий, дождей, а в иные годы и снегопадов. По данным метеостанции Термез, среднегодовая температура воздуха в районе составляет 17.4° С. Самые высокие ее значения наблюдаются в июне—июле (45—50°), самые низкие (—15—21°) — в отдельные дни декабря—января. Температура поверхности почвы летом (май—август) достигает 70—75° и более. Среднегодовое количество осадков — 133 мм, причем основная их масса (более 90%) выпадает зимой и ранней весной. С июля по октябрь осадки отсутствуют. В районе Аралпайгамбара преобладают ветры юго-западного направления («афганцы»), распространяющиеся летом вверх по долине р. Амударьи со скоростью до 20—25 м/с (Николаев, 1977).

Почвы заповедника образованы периодическими отложениями аллювиальных наносов р. Амударьи и представляют собой слоистый аллювий с преобладанием глинистых и песчаных частиц. В связи с частой периодической сменой увлажнения на острове выражен гидроморфный почвообразовательный процесс; доминируют почвы болотного и аллювиально-лугового типа. В центральной части острова встречаются значительные участки почв переходного характера — лугово-такырные и лугово-пустынные, а также автоморфные такырные, пустынные и остаточные солончаки.

---

[1] По народным легендам, на острове в незапамятные времена проживал пророк-отшельник, гробница с прахом которого до сих пор покоится на территории заповедника в полуразрушенной мечети Зулькифль.

Растительность на острове в недалеком прошлом (особенно с 1940 по 1970 г.) подвергалась значительному воздействию деятельности человека. Частые пожары, выпас большого поголовья скота, захламленность ветками и хворостом, раскорчевка древесно-кустарниковых насаждений под пахотные земли, значительная зараженность древостоев вторичными вредителями, — вот далеко не полный перечень нежелательного влияния антропогенного фактора на растительный покров заповедника. В настоящее время эти пагубные последствия постепенно ликвидируются, о чем свидетельствуют значительные участки молодых задернованных залежей и вторичной растительности.

В растительном покрове «Арал-Пайгамбара» хорошо выражены тугаи, галофитон, луга, джангал и др.[2] Их размещение на территории заповедника подчиняется определенным закономерностям, связанным с глубиной залегания, степенью минерализации и доступностью грунтовых вод. Ниже приводится краткая характеристика основных типов растительности заповедника и закономерности размещения основных растительных формаций.

В растительном покрове «Арал-Пайгамбара» преобладают формации высокотравно-злаковых лугов, собственно тугаев и травяных болот.

Растительность заповедника, как и вообще растительность речных долин пустынной зоны Средней Азии, на начальных этапах формирования связана с прибрежными формациями травянистой растительности лугового типа, формирующимися на свежеобразовавшихся отмелях и нижних микротеррасах. Формации растений-пионеров — вейника *Calamagrostis dubia* Bunge, *C. epigeios* (L.) Roth, сахарного тростника, или калама, *Saccharum spontaneum* L., тростника *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и отчасти рогоза *Typha minima* Funck, *T. elephantina* Roxb. — крайне бедны во флористическом отношении и отличаются элементарным строением, представляя собой почти сплошные заросли того или другого вида. В ряде прибрежных сообществ ведущая роль несомненно принадлежит тростнику. Заросли крупного высокорослого тростника образуют сплошные массивы на большей части побережья острова, особенно в южной и юго-западной его оконечностях. Узкие ленты его густых зарослей встречаются и на значительном расстоянии от берега — по днищам старых, уже не действующих русел и проток, где грунтовые воды находятся неглубоко от поверхности (0.5—1.0 м) и в период повышения уровня реки иногда даже выходят на дневную поверхность. Низкорослый тростник входит в состав многих формаций и ассоциаций и других типов растительности, где, однако, менее обилен и играет в строении растительного покрова второстепенную роль.

Прибрежные сообщества из вейника и калама особенно характерны для самых нижних микротеррас в прирусловых частях острова, в то время как рогозовые ассоциации отмечаются на ничтожно малых площадях большей частью в южной и юго-западной частях заповедника.

Одной из первых древесных пород, поселяющихся на свежих аллювиальных наносах, является лох, или джигда, *Elaeagnus angustifolia* L., который благодаря чрезвычайно быстрому росту спустя несколько лет образует сомкнутые тугайные заросли. В 1977 г. в северной части острова на свеженамытой песчаной косе в конце марта—начале апреля были отмечены массовые всходы лоха от 15 до 98 штук на 1 м^2, что свидетельствует о хорошем семенном размножении его в естественных условиях Аралпайгамбара.

Высота древесного яруса лоховых насаждений заповедника не превышает 3—7 м, сомкнутость полога — 0.2—0.5, общее покрытие травяного яруса — 0.5—0.8. Лоховые рощи обычно образуют комплекс с формациями прибрежной травяной растительности или же занимают небольшие участки среди туранговников по старым руслам и вдоль береговой линии, особенно в северной и северо-восточной частях острова. Здесь же обычны и смешанные турангово-лоховые леса (иногда даже с незначительной примесью ивы *Salix wilhelmsiana* Bieb.), довольно разреженные, что дает возможность развиваться под их пологом травяной растительности — *Phragmites australis*, *Calamagrostis dubia*, *Typha elephantina*, *Glycyrrhiza glabra* L., *Trachomitum scabrum* (Russan.) Pobed., *Erianthus ravennae* (L.) Beauv., травянистой лиане *Clematis orientalis* L. и др. В таких лесах иногда есть и подлесок, состоящий большей частью из редких кустов гребенщика (*Tamarix ramosissima* Ledeb.).

---

[2] Типология растительности дается по П. Н. Овчинникову (1957) и Овчинникову и др. (1973).

По мере удаления от береговой линии в глубь острова формации прибрежной растительности и лоховые рощи сменяются зарослями тополя сизолистного, или туранги, *Populus pruinosa* Schrenk.

Туранговники — наиболее типичные формации тугаев Аралпайгамбара и занимают более половины всей его площади, покрытой лесом. Ближе к берегам характерны густые туранговые леса с высокотравно-злаковым покровом того же состава, что и в смешанных турангово-лоховых лесах, иногда со значительной примесью солодки и кендыря. Дальше от русла реки травяной покров туранговников становится слаборазвитым, низкорослым; высокорослые злаки, кендырь *Trachomitum scabrum* и солодка *Glycyrrhiza glabra* постепенно замещаются *Alhagi sparsifolia* (Shap.) Shap., *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Atriplex tatarica* L., *Zygophyllum oxianum* Boriss., *Artemisia ferganensis* Krasch. ex Poljak., *Limonium otolepis* (Schrenk) O. Kuntze, *Convolvulus arvensis* L. и др., что связано главным образом с увеличением засоленности почв и понижением уровня грунтовых вод. Древостой здесь, как правило, изрежен или средней густоты (0.3—0.6). в подлеске к гребенщику примешивается дереза *Lycium ruthenicum* Murr.

У границы с возвышенной центральной частью острова встречаются туранговники с эфемерово-эфемероидным травяным покровом. Такие леса имеют облик парковых насаждений, диаметр стволов туранги на высоте груди колеблется от 10 до 25 см, а сомкнутость древесного полога составляет 0.5—0.7. В наземном покрове преобладают мелкотравные растения с осенне-зимне-весенним ритмом развития — *Bromus danthoniae* Trin., *B. oxyodon* Schrenk, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Poa bulbosa* L., *Vulpia ciliata* Dumort., *Hordeum leporinum* Link, *Senecio subdentatus* Ledeb., *Strigosella africana* (L.) Botsch.

Полосу между тугаями и псаммофитной кустарниковой растительностью, местами прерывистую, образуют кустарники-галофиты, развивающиеся на солончаковых почвах различной степени деградации (от рыхлых корково-пухлых до такыровидных солончаков). Основная роль в сложении галофитной кустарниковой растительности (галофитона) Аралпайгамбара принадлежит *Tamarix hispida* Willd., к которому могут примешиваться *Lycium ruthenicum*, *Tamarix ramosissima*, *Halostachys belangerana* (Moq.) Botsch., *Salsola dendroides* Pall., *Suaeda microphylla* Pall. Высота кустарникового яруса — 1.5—2, в некоторых случаях — 3—4 м; полнота колеблется от 0.15 до 0.6. Высота травяного яруса 15—25 см, проективное покрытие не превышает 60—70%, сложение мозаичное, имеются пятна обнаженной почвы. Фоновыми растениями травяного покрова служат *Aeluropus littoralis*, *Alhagi sparsifolia*, *Zygophyllum oxianum*, *Halocharis hispida* (C. A. Mey.) Bunge, *Psylliostachys leptostachya* (Boiss.) Roshk., *Bromus danthoniae*, *B. oxyodon*, *Salsola forcipitata* Iljin, *S. aralensis* Iljin, *S. turcomanica* Litv. и др.

В центре острова на песчаных почвах, врезанных в толщу древних аллювиальных отложений, распространена псаммофитная кустарниковая растительность — «джангал», по Овчинникову (1957). В самой возвышенной части Аралпайгамбара площадью свыше 300 га хорошо выражены две основные формации — саксаульники и джузгунники. На некоторых участках в заметном количестве присутствуют иногда и другие кустарники — черкез *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., чогон *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aell., эфэдра *Ephedra strobilacea* Bunge.

Саксаульники из черного саксаула *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, иногда с незначительной примесью белого саксаула *H. persicum* Bunge ex Boiss. et Buhse преобладают в центральной и северо-восточной частях песчаного массива, тогда как джузгунники, образованные в основном *Calligonum setosum* Litv., *C. griseum* Korov. ex Pavl., *C. caput-medusae* Schrenk, более характерны для южной и северо-западной его частей. Саксаульники занимают места, где еще довольно интенсивно протекает дефляция песков и поверхность почвы относительно рыхлая. Джузгунники, как правило, занимают участки, где почва в той или иной степени уплотнена.

По составу и характеру покрова саксаульники и джузгунники имеют много общего и отличаются преобладанием того или иного доминанта в кустарниковом ярусе. Мозаичный травяной покров между кустарниками, растущими группами, слагается преимущественно мелкотравьем (иногда до 30 видов), хорошо закрепляющим поверхность песков. Самые распространенные виды, развивающиеся в основном в зимне-весеннее время, — *Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Senecio subdentatus*, *Carex pachystylis* J. Gay, *Strigosella trichocarpa* (Boiss. et Buhse) Botsch., *Erodium oxyrhynchum* Bieb., *E. cicutarium* (L.) L'Hér., *Gagea olgae* Regel, *Roemeria orientalis* Boiss., *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir., *Alyssum desertorum* Stapf и др. Среди мелкотравья единично рассеяны более крупные травы: *Aristida plumosa* L. *Astragalus excedens* M. Pop. et Kult. В кустарниковых сообществах выделяются два яруса — кустарниковый (1.5—2.0 м высотой и 0.3—0.5 сомкнутостью) и травяной (15—20 см высотой и сомкнутостью 0.4—0.7). В районе мечети Зулькифль есть несколько рощиц черного саксаула, где высота кустов достигает 3—4 м.

В контактной полосе с галофитными группировками в джузгунники проникает *Tamarix hispida* и некоторые солянки — *Salsola aralensis*, *S. forcipitata*, *S. turcomanica*. На отдельных участках песчаного массива встречаются такыровидные плотные супеси и суглинки, лишенные какой-либо высшей растительности.

Завершая краткий обзор растительности заповедника «Арал-Пайгамбар», необходимо отметить, что, несмотря на незначительную площадь (чуть больше 3000 га), флора и растительность его отражают основные черты структуры растительного покрова речных долин пустынной зоны Средней Азии. Растительность «Арал-Пайгамбара» имеет большое природоохранное, эстетическое и микроклиматическое значение, играет определенную роль в поддержании экологического равновесия в верхнем течении Амударьи и несомненно должна быть сохранена во всем своем разнообразии как один из эталонов природы нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

Граве Н. П. (1936). Тугайные джунгли низовьев Аму-Дарьи. М., Изд. компл. краевед. научн.-исслед. инст. КК АССР. — Дробов В. П. (1947). Тугайная растительность Кара-Калпакской АССР. Изв. АН УзССР, 5. — Дробов В. П. (1951). Возникновение и развитие тугайной растительности и ее реконструкция в связи со строительством Главного туркменского канала. Бюл. МОИП, отд. биол., 56, 4. — Закртрегер И. Я. (1927). Тугайные леса нижнего течения р. Аму-Дарьи. Л., Изд. АН СССР. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, 1. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Николаев Ф. И. (1977). Лесорастительные условия пустынь Сурхандарьи и их облесение. В кн.: Вопросы повышения продуктивности лесов Средней Азии. Тр. Ташкент. с.-х. инст., 71. — Овчинников П. Н. (1957). Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. В кн.: Флора Таджикской ССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т., Калеткина Н. Г. (1973). Растительность Памиро-Алая. Душанбе, Дониш. — Русанов Ф. Н. (1934). Растительность дельты Аму-Дарьи и ее хозяйственное значение. В кн.: Каракалпакия, 2. Л., Изд. АН СССР.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 15 XI 1979.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561(574)

Г. С. Раюшкина

НОВЫЙ ВИД РОДА *RHUS* (*ANACARDIACEAE*) ИЗ ОЛИГОЦЕНА СЕВЕРНОГО ПРИАРАЛЬЯ

G. S. RAYUSHKINA. ON THE NEW SPECIES *RHUS* (*ANACARDIACEAE*) FROM THE NORTH PRIARALYE OLIGOCENE

Описывается новый вид *Rhus altynica* из средне-верхнеолигоценовых отложений возвышенности Алтын-Шокысы в Северном Приаралье.

В коллекциях лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР ниже описываемый новый вид *Rhus altynica* представлен 30 отпечатками листочков сложных листьев на светло-шоколадных алевритистых глинах из средне-верхнеолигоценовых отложений возвышенности Алтын-Шокысы («Геология СССР», 1970), вблизи ст. Чокусу Казахской ж. д. Сборы проводили в 1967 г. П. В. Шилин и Л. Б. Токарь (колл. 321), в 1971 и 1973 гг. — Г. С. Раюшкина (колл. 357 и 358). В списке флоры этого местонахождения (Раюшкина, 1977) вид упоминается под названием *Carya riphaeica* (Krysht.) T. Kolesn, et Shil. (Жилин, 1974), но это определение было сделано с большими сомнениями: при полном сходстве нижних частей строение верхней части листочка шокысинских экземпляров убеждало, что они не могут принадлежать виду любого из родов сем. *Juglandaceae*. Поиски близкого к ископаемому современного растения продолжались.[1] В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) были просмотрены виды родов *Rhus* L., *Ampelopsis* Michx., *Carya* Nutt. Обнаружилась аналогия в строении листочков ископаемых и современных видов рода *Rhus*: *R. chinensis* Mill. (синоним: *R. semiolata* Murr.) из восточной Азии и *R. typhina* L. из Северной Америки. Целые листочки из Алтын-Шокысы имеют все признаки, характерные для *R. altynica*, но определение экземпляров без верхушек или оснований часто вызывает затруднения.

Rhus altynica Rajushkina sp. nov. (рис. 1—3; рис. 4 — см. вклейку)

Голотип: отпечаток листочка из средне-верхнеолигоценовых отложений возвышенности Алтын-Шокысы (старое название Алтын-Чокусу) в Северном Приаралье. Хранится в коллекционных фондах лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР, г. Алма-Ата. Сборы Г. С. Раюшкиной, 1973 г., колл. 358, обр. 1 (рис. 1, *А*; рис. 4, *1*).

Описание. Отпечатки листочков сложных листьев в основном боковых. Рахис отсутствует. Листочки 6—15 см дл. и 2—5 см шир., край зубчатый, число вторичных жилок у них соответственно изменяется от 10 до 15 пар. Все боковые листочки сидячие, черешочки в месте при-

---

[1] В ходе определения автор пользовалась советами Т. Н. Байковской и И. А. Ильинской и рада возможности выразить им свою искреннюю благодарность.

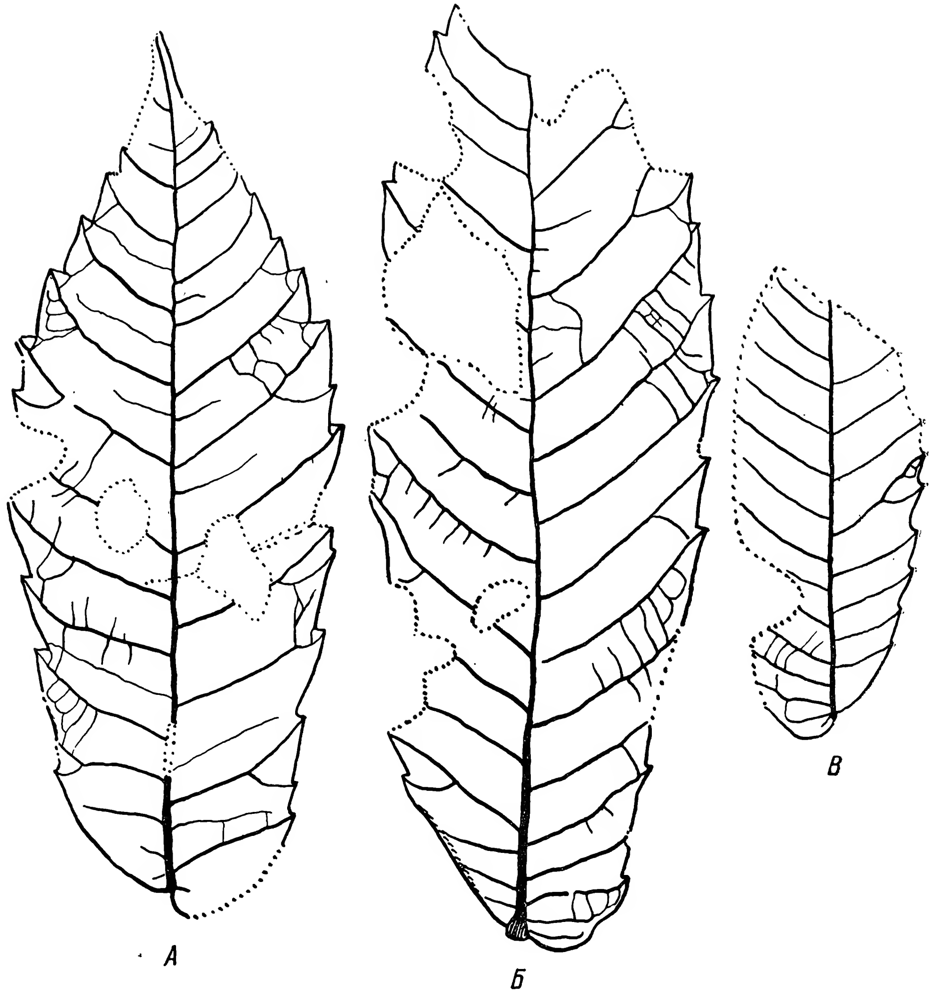


Рис. 1. *Rhus altynica*.

Образцы: *А* — 358/1, *Б* — 321/2, *В* — 357/134 — боковые листочки. Нат. вел.

крепления с мозолистым утолщением. Форма пластинки изменчива: у большинства листочков эллиптическая, несколько расширенная в верхней трети, с резко асимметричным основанием (рис. 1, *А*—*В*; 2, *В*; 3, *А*, *Б*), и лишь у немногих — заостренно-яйцевидная, с сердцевидным или закругленным основанием (рис. 2, *Б*). Верхушка листочков всегда заостренная, цельнокрайная, редко с одним или двумя зубчиками. Зубцы по краю листочков простые (лишь 1—2 с дополнительным зубчиком), острые, вверх направленные или отклоненные в сторону, длина более короткой верхней стороны у них равна 1—3, редко 4 мм. Начинаются они обычно чуть выше основания, и только как исключение — в верхней части. Вариационная изменчивость боковых листочков, скорее всего, связана с их различным положением на рахисе листа.

Верхушечный листочек один (рис. 2, *А*). Он отличается симметричным основанием, более длинным черешочком, полную длину которого, как и наличие окрыления на нем, установить невозможно из-за его плохой сохранности.

Все листочки имеют однотипное жилкование (различие ограничено только числом вторичных жилок). Центральная жилка сильная, не вполне прямая, вторичные краспедодромные, слегка извилистые, не всегда регулярные, в основании листочков более слабые, сближенные, отходят

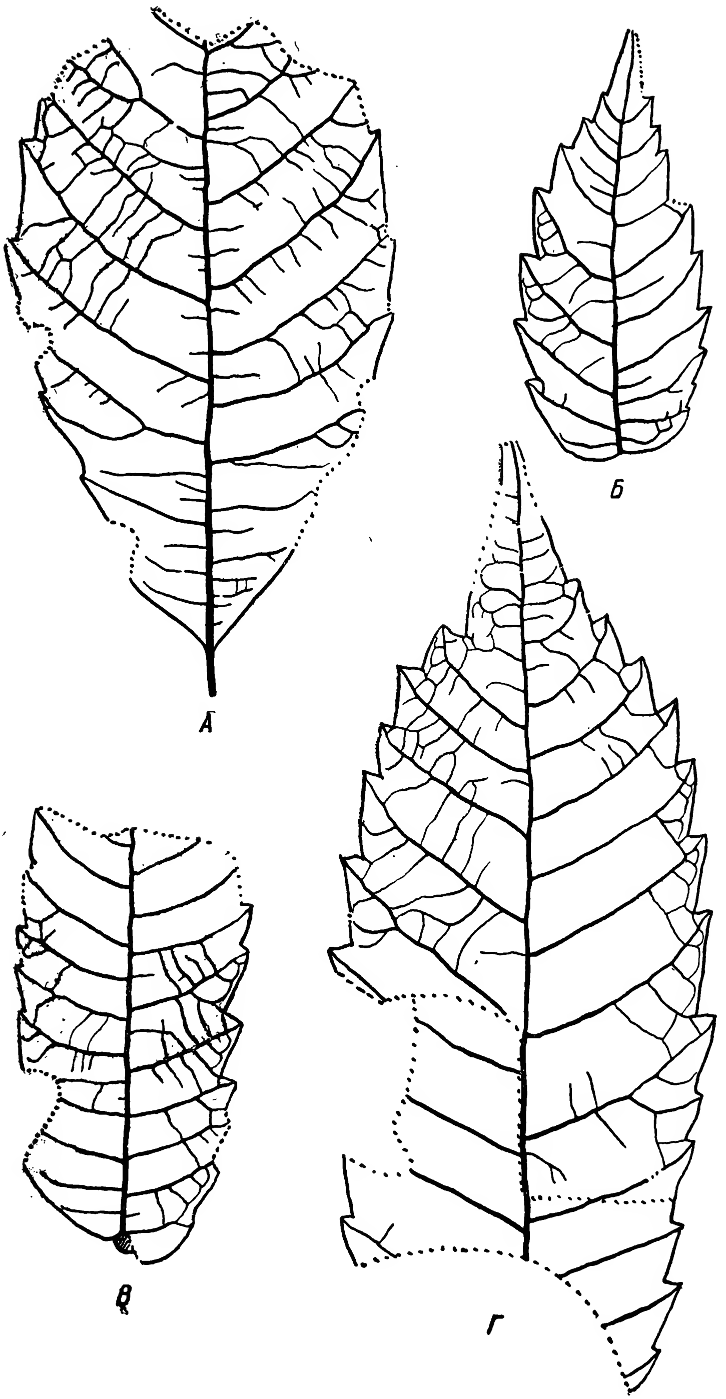


Рис. 2. *Rhus altynica.*

Образцы: *А* — 357/52, верхушечный листочек; *Б* — 375/115, *В* — 321/110, *Г* — 357/143+44 (отпечаток+противоотпечаток) — боковые листочки. Нат. вел.

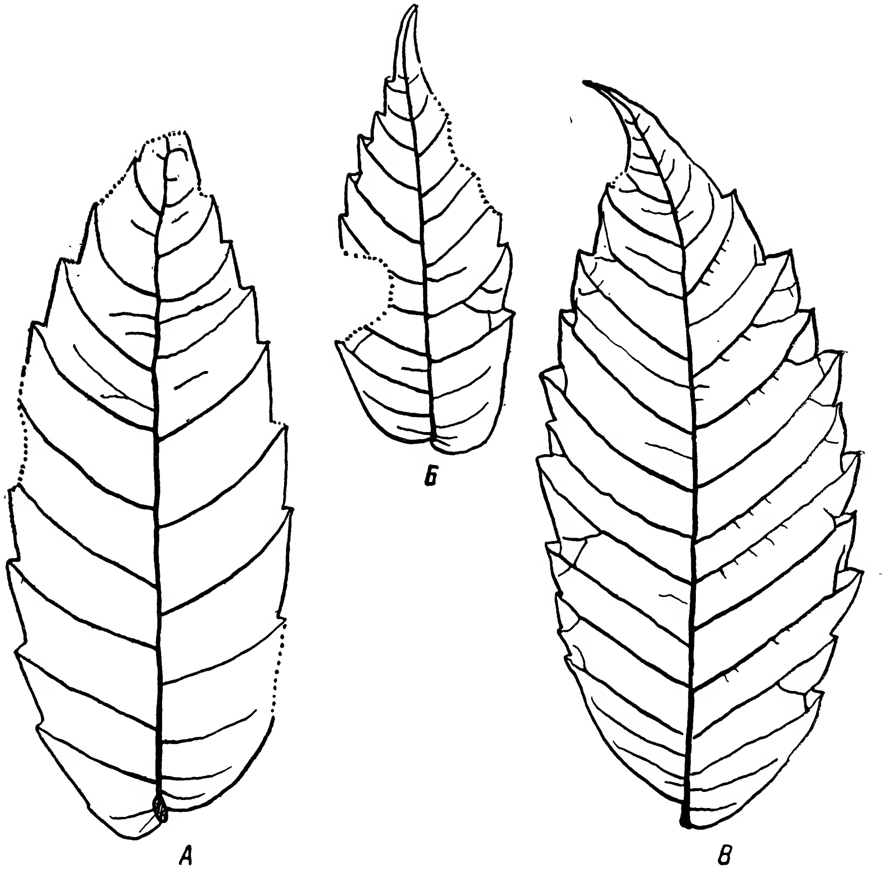


Рис. 3. *Rhus altynica.*

Образцы: *А* — 357/130, *Б* — 358/72+75 (отпечаток+противоотпечаток) — боковые листочки, *В* — *Rhus chinensis* (для сравнения из гербария БИН АН СССР, гербарный лист с этикеткой: ex herb. horti bot. Petropolitani, Maximowicz, Japan, Nagasaki, 4 VIII 1863). Нат. вел.

у основания под углом до 90°, выше угол их постепенно уменьшается до 50°, с уменьшением угла отхождения длина вторичных жилок увеличивается, и если нижние — более короткие и прямые, то верхние — более длинные и дуговидные. В тех случаях, когда зубец двойной, в зубчик идет ответвление. Кроме того, часто наблюдаются ответвления у самого входа вторичной жилки в зубец, иногда слабые и почти равные ей, короткие или более длинные, направленные к бухточкам между зубцами, обычно к верхней, но бывает, что и к нижней. Эти ответвления могут быть заменены сильной крайней третичной жилкой, от которой идет в бухточку ответвление. Вставочные жилки одиночные, редкие. В верхушке листочков отходят еще три-четыре пары тонких, камптодромных вторичных жилок. Третичные жилки по краю листочков более развиты, они отходят от вторичных под прямым или острым углом, в средней части своей истончаются, вдоль края соединяются петлями. Четвертичные жилки едва заметны на немногих отпечатках, образуют угловатые, почти квадратные ячейки, в которые входят разветвленные концы жилок последнего порядка.

Сравнение. Среди ископаемых растений формы, совпадающие по строению верхушки, края пластинки и по типу жилкования с вышеописанной, не обнаружены. Из современных растений отпечатки из Алтын-Шокысы более всего сходны с некоторыми экземплярами листочков *R. chinensis* (синоним: *R. semiolata*) из Японии и *R. typhina* из Северной Америки: для всех них характерны крупные, заостренные, иногда почти треугольные зубцы, в каждом из которых заканчивается вторичная жилка; наличие на концах вторичных жилок коротких ответвлений в верхнюю и нижнюю выемки между зубцами (помимо ответвлений в редкие добавочные зубцы); цельнокрайная, оттянутая верхушка с несколькими короткими вторичными жилками. Изменчивость формы пластинки у отпечатков широкая: имеются продолговато-эллиптические экземпляры, более близкие к *R. typhina*, а также эллиптические, почти тождественные некоторым листочкам *R. chinensis* (рис. 3, *B*) из Гербария БИН. По числу вторичных жилок и длине пластинки отпечатки ближе к последнему, а по интервалу между вторичными жилками — к первому. Число вставочных и вторичных, заканчивающихся не в зубцах, жилок у всех различно: у *R. typhina* они почти регулярно чередуются с краспедодромными, у *R. chinensis* развиты меньше (у отдельных листочков), а на отпечатках присутствие их — редкий случай. Среди листочков двух других видов рода *Rhus* — *R. coriaria* L. (Малая Азия) и *R. glabra* L. (Северная Америка) — можно найти экземпляры, по форме пластинки и зубчатости довольно близкие к ископаемым. Все это не оставляет сомнений в том, что отпечатки из Алтын-Шокысы принадлежат ранее неизвестному вымершему виду, названному по местонахождению *R. altynica* (алтын по-казахски — золотой).

Примечание. По мнению автора, листочки из байгубекского горизонта Устюрта, известные как *Carya riphaeica* (Жилин, 1974), и описанные из Алтын-Шокысы могут принадлежать одному виду, однако отсутствие среди первых экземпляра с верхушкой не позволяет уверенно говорить об этом.

Материал: колл. 321, обр. 2, 35, 63, 92, 131, 201; колл. 357, обр. 19, 52, 109, 113, 115, 130, 134, 143; колл. 358, обр. 1, 65, 78. Коллекции хранятся в лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР, г. Алма-Ата.

ЛИТЕРАТУРА

Геология СССР. (1970). 21, Западный Казахстан. — **Жилин С. Г.** (1974). Третичные флоры Устюрта. Л., Наука. — **Раюшкина Г. С.** (1977). Новые данные по олигоценовой флоре Западного Казахстана. В кн.: Мезозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. 7, Алма-Ата.

Институт зоологии АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 14 III 1979.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.333)

А. Д. Булохов, Э. М. Величкин, Б. С. Харитонцев

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. D. BULOKHOV, E. M. VELICHKIN, B. S. KHARITONSEV.
NEW DATA ON THE FLORA OF THE BRIANSK DISTRICT

Приводятся новые данные о распространении 23 видов растений, 13 из них указываются впервые для территории области.

В настоящее время Брянскую обл. едва ли можно назвать слабо изученной во флористическом отношении. Еще исследования А. С. Роговича (1855, 1869), Ф. И. Рупрехта (1866), А. Э. Регеля (Regel, 1872), В. Я. Цингера (1885), В. В. Монтрезора (1886, 1888), В. Н. Хитрово (1904, 1907, 1910), Д. И. Святского (1905), В. Н. Сукачева (1908), И. С. Виноградова (1937), Р. Т. Рыбакова (1938, 1955), Б. В. Гроздова (1940, 1945, 1961) дали довольно богатый материал по флоре области. Тем не менее сведения о распространении редких видов пока недостаточно полны. К тому же многие исследователи не всегда учитывали, что административные границы области изменялись неоднократно (территория области до 1919 г. относилась к Орловской и Черниговской губерниям; в 1919—1929 гг. — к Орловской и Гомельской губерниям; в 1929—1937 гг. — к Западной области; с 1937 г. — к Орловской обл.). Брянская обл. в ее нынешних административных границах была выделена из Орловской обл. в 1944 г., поэтому указания во «Флоре средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1954, 1964, как и более ранние издания) на нахождение того или иного вида в Орловской обл. нередко относятся и к Брянской. Не всегда уточнялся этот момент и в публикациях некоторых современных исследователей. Так, например, в справочном пособии П. З. Босека (1975) иногда трудно понять, какие из видов (особенно редкие) в настоящее время действительно встречаются на территории Брянской обл. и какие из них указаны на основе старых литературных источников.

Более точные сведения о местонахождениях редких и новых для области видов, их распространении содержатся в работах ряда исследователей (Булохов, 1974; Булохов и др., 1975; Алексеев и др., 1975; Алексеев, Макаров, 1977) и в более позднем сообщении Босека (1979).

В основу данного сообщения положены материалы, полученные при флористическом и геоботаническом обследованиях области в 1976—1978 гг. Собранный материал обработан и хранится на кафедре ботаники Брянского государственного педагогического института. Ниже приводятся наиболее интересные флористические находки.

Новые флористические находки

Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur[1] (*Deschampsia flexuosa* (L.) Nees). Рогнединский р-н, в 3 км к югу от дер. Ковали, по склону коренного берега р. Десны, в сосняке зеленомошнике (23 VIII 1977). Растет крупными дернинами, на отдельных участках выступает доминантом травяного покрова. Собран также в сосняке брусничнике, квартал 75 учебно-опытного лесничества Брянского технологического института, Брянский р-н. Растет небольшими дернинками.

---

[1] Латинские названия видов приведены по «Флоре СССР» и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Elytrigia trichophora (Link) Nevski (*Agropyron intermedium* (Host) Beauv. ssp. *trichophorum* (Link) Volkart). Трубчевский р-н, по склонам коренного берега р. Десны у Трубчевска, совместно с *E. intermedia* (Host) Nevski, *Ceratocephala falcata* (L.) Pers., *Poa bulbosa* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski и другими лесостепными видами (27 V 1973). Местами довольно обилен, образует крупные латки, которые выделяются в виде сизо-зеленых пятен.

Leymus racemosus (Lam.) Tzvel. Очень редкое растение из Волжско-Донского флористического района. Встречено по склонам ж.-д. насыпи на участке ст. Рижский пост—платформа 5 км—Брянск ремонтный (24 III 1977). У ст. Рижский пост довольно обилен, растет крупными латками, особенно по склонам южной экспозиции. Особи нормально развиты, достигают своих обычных размеров и проходят полный цикл развития.

Carex melanostachya Bieb. ex Willd. Севский р-н, пойма р. Сев у Юрасова Хутора, по плоским заболоченным низинам (10 VI 1978). Местами довольно обилен. Указан во «Флоре европейской части СССР» (1974) для Волжско-Донского флористического района. Очевидно, в юго-восточных районах Брянской обл. проходит северная граница ареала.

Fritillaria meleagris L. Карачевский р-н, ст. Мылинка, в 1 км к западу (3 V 1978). Это пока единственное местонахождение вида на территории области. Растет рябчик шахматный по заболоченной низине среди березового редколесья и лесным полянам на участке размером около 3 га. Местные жители называют эти растения лесным тюльпаном и ранней весной собирают на букеты.

Учет численности и состава популяции рябчика шахматного производился на трансекте длиной 20 и шириной 1 м, заложенной на заболоченной плоской низине площадью около 0.5 га в березовом редколесье. Участок, где заложена трансекта, представляет собой сильно замоховелую луговину. В моховом покрове доминируют *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr с небольшой примесью *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* Hedw. На этом фоне рассеянно встречаются *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Agrostis canina* L., *Geum rivale* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Ranunculus auricomus* L., *R. repens* L., *Carex leporina* L., *Polygonum bistorta* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. и др.

Численность и состав популяции рябчика шахматного оказались следующими (дана абсолютная численность экземпляров на 20 м^2); ювенильные особи — 79, виргинильные — 124, генеративные — 7. Всходы не обнаружены.

Резкое сокращение численности генеративных особей вызвано, видимо, антропогенным фактором — интенсивным сбором на букеты. Генеративные особи отмечены лишь среди кустов ивняка.

Alyssum calycinum L. (*A. allysoides* (L.) L.). Карачевский р-н, по склонам ж.-д. насыпи, на отрезке ст. Карачев—платформа 81 км (12 VI 1978). Растет совместно с *A. desertorum* Stapf.

Draba sibirica (Pall.) Thell. Карачевский р-н, по склонам ж.-д. насыпи, на отрезке ст. Мылинка—ст. Карачев (3 V 1978). Встречается изредка, пятнами.

Erysimum brevistylum Somm. et Levier. Выгоничский р-н, платформа 31 км, по склонам железной дороги (28 VI 1978). Растет совместно с *E. canescens* Roth.

Potentilla heptaphylla L. Брянский р-н, по склонам южной экспозиции в 0.5 км от ст. Глинищево. Довольно обилен, местами создает аспект. Растет совместно с *Salvia pratensis* L., *Potentilla alba* L., *Fragaria viridis* Duch., *Ajuga genevensis* L., *Eryngium planum* L. и другими лесостепными элементами.

Potentilla ornithopoda Tausch (*P. multifida* auct.). Выгоничский р-н, платформа 31 км, по склонам железной дороги (24 VI 1978). Отмечено лишь два экземпляра. Растения крупные, до 50 см выс., цветут и плодоносят.

Senecio sylvaticus L. Выгоничский р-н, пос. Усовье (4 VII 1977). Встречается на вырубках сосняка, местами довольно обилен. Новозыбковский р-н, с. Катичи, по мшистым соснякам, на осветленных участках (25 IX 1978).

Hieracium durisetum (Naeg. et Peter) Juxip. Мглинский р-н, по опушкам сухих сосняков, дюнным всхолмлениям первой террасы р. Ипуть, в 3 км от пос. Кадецк (21 VII 1978).

Hieracium onegense (Norrl.) Norrl. По полянам на закустаренных склонах и изреженным дубравам коренного берега р. Десны на отрезке Брянск—Лопушь (28 VII 1977).

Редкие растения

Alopecurus arundinaceus Poir. Севский р-н, пойма р. Сев у Севска (15 VII 1978). По плоским сырым низинам, растет небольшими латками совместно с *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Alopecurus pratensis* L., *Triglochin palustre* L., *Carex echinata* Murr. Был ранее обнаружен Д. И. Святским (1905) в поймах рек Усожа и Сев в пределах Севского уезда.

Poa bulbosa L. Обычно это растение указывается как заносное на полотне железной дороги (Виноградов, 1937). Экспедиционные поездки по Трубчевскому, Севскому и Новозыбковскому районам показали, что мятлик луковичный распространен более широко по территории области. В Новозыбковском р-не этот вид найден в 1974 г. на песчаном берегу р. Ипуть у с. Перевоз. Довольно обилен, местами весной создает аспект по остепненным склонам коренного берега р. Десны у г. Трубчевска (27 V 1978), где растет совместно с *Anisantha tectorum*, *Elytrigia intermedia*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и др.

Carex brizoides L. Ранее отмечался А. Д. Булоховым и др. (1975) для Новозыбковского р-на в пределах ареала граба обыкновенного. Неожиданно обнаружен на северо-западе Брянской обл. в долине р. Десны у пос. Вщиж Жуковского р-на.

Carex distans L. Севский р-н, долина р. Сев у г. Севска (15 VII 1978), растет крупными дернинами от 15 до 35 см в диам. на сыроватых участках центральной и притеррасной частях поймы совместно с *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis* Huds., *Carex echinata*. Предпочитает более повышенные участки, чем *Blysmus compressus* и *Alopecurus arundinaceus*. Указывался (Рогович, 1869) для окрестностей г. Стародуба.

Hyssopus officinalis. Распространение этого вида также представляет определенный интерес. Иссоп лекарственный был обнаружен в г. Трубчевске, по склонам коренного берега р. Десны, на участке длиной около 300 м с близким залеганием меловых отложений, растет небольшими куртинками по 4, 8, 15 кустов. Отдельные кусты достигают 50 см выс., в кусте насчитывается от 8 до 30 годичных побегов. Существенное влияние на растения оказывает сенокошение. Обычно хорошо сохраняются куртины в труднодоступных, не скашиваемых местах. По-видимому, это одичавшее растение.

Hypericum elegans Steph. Собран по склонам коренного берега р. Десны в г. Брянске (роща Соловьи), по осветленным участкам в лещиновом дубняке. Отмечен Босеком (1975) в Севском и Комаричском районах.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze. В. Н. Хитрово (1907) обнаружил этот вид на Пальцовском болоте в Карачевском р-не. В настоящее время этого болота нет, так как там велись торфоразработки. Цветущие экземпляры гаммарбии болотной были собраны Б. С. Харитонцевым на сплавинах оз. Круглого Дятьковского р-на (12 VII 1978). Растет совместно с *Drosera rotundifolia* L., *Carex limosa* L., *C. canescens* L., *Epipactis palustris* (Mill.) Crantz, *Oxycoccus palustris* Pers., *Vaccinum uliginosum* L.

Malaxis monophyllos (L.) Sw. Указывался Роговичем (1869) в лесах Суража и Мглина, более поздних и точных указаний нет. Собран (12 VII 1978) в Дятьковском р-не на старых сплавинах оз. Круглого, а также в 0.5 км севернее ст. Орловские дворики (Брянский р-н) в лещиновом ельнике с мозаичным травостоем и пятнистым моховым покровом из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum* Ehrh. Обнаружено около 20 цветущих экземпляров.

Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. Обнаружено 7 экземпляров на лесной поляне в разнотравном сосняке с дубом. Палужское лесничество, Выгоничский р-н. Встречается на территории области очень редко. Отмечался Роговичем (1869) для Стародубского и Мглинского районов и Святским (1905) для Севского р-на.

Orchis militaris L. Карачевский р-н, у с. Одрино, по сырым местам вместе с *Trollius europeus* L., *Sanguisorba officinalis* L. Встречается на территории области редко. Отмечался Роговичем (1869) на лесистых лугах Стародубского р-на.

Пользуемся случаем поблагодарить Т. И. Егорову за просмотр и определение осок.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., Макаров В. В., Проскурякова Г. М., Скворцов А. К. (1975). Новые флористические находки в Брянской области. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 5. — Алексеев Ю. Е., Макаров В. В. (1977). К адвентивной флоре Брянской области. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 6. — Босек П. З. (1975). Растения Брянской области. Брянск. — Босек П. З. (1979). Дополнение к списку растений флоры Брянской области. Бот. ж., 64, 2. — Булохов А. Д. (1974). Новые и редкие растения северо-востока Брянской области. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 2. — Булохов А. Д., Величкин Э. М., Катышевцева В. Г., Вилинский В. Е. (1975). Новые материалы к флоре Брянской области. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 9. — Виноградов И. С. (1937). Новые материалы к флоре Брянской области. Тр. Новозыбков. пед. инст., 1. — Гроздов Б. В. (1940). Типы сосняков Орловской и Смоленской областей. Тр. Брянск. лесохоз. инст., 2—3. — Гроздов Б. В. (1945). О брянской ботанической анамалии. Бот. ж., 30, 4. — Гроздов Б. В. (1961). Из мира орхидных Брянской области. Брянский краевед, 2—3. Брянск. — Маевский П. Ф. (1954, 1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 8-е и 9-е. М., Колос. — Монтрезор В. В. (1886, 1888). Обозрение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа. Зап. Киев. общ. естествоиспыт., 8, 9. — Рогович А. С. (1855). Обозрение сосудистых и полусосудистых растений, входящих в состав флоры губерний Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев. — Рогович А. С. (1869). Обозрение высших и семенных споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа. Киев. — Рупрехт Ф. И. (1866). Геоботанические исследования о черноземе. СПб. — Рыбаков Р. Т. (1938). О находках новых и редких растений в западной части Орловской области. Сов. ботаника, 3. — Рыбаков Р. Т. (1955). К вопросу о распространении некоторых редко встречающихся растений в пределах Смоленской и Брянской областей и восточных районов Белоруссии. Тр. Белорусск. с.-х. акад., 21. — Святский Д. И. (1905). Очерк растительности Севского уезда Орловской губернии. Материалы к познанию прир. Орлов. губ., 3. Киев. — Сукачев В. Н. (1908). Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах. СПб. — Хитрово В. Н. (1904). Критические заметки по флоре Орловской губернии, 1. СПб. — Хитрово В. Н. (1907). Критические заметки по флоре Орловской губернии. Материалы к познанию природы Орлов. губ., 6, 2. Киев. — Хитрово В. Н. (1910). Критические заметки по флоре Орловской губернии. Материалы к познанию природы Орлов. губ., 13. Орел—Киев. — Хитрово В. Н. (1925). Климат Орловского края. В кн.: Природа Орловского края. Орел. — Цингер В. Я. (1885). Сборник сведений о флоре Средней России. М. — Regel A. (1872). Excursionen im Waldai und an der Ostgrenze des Gouvernements Tschernigow. Bul. Soc. Nat. Moscou, 45, 2.

Брянский педагогический институт.

Получено 11 IV 1979.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.9

АЛЕКСАНДР ИННОКЕНТЬЕВИЧ ТОЛМАЧЕВ
(1903—1979)

N. A. MINYAEV, O. V. REBRISTAYA, V. M. SCHMIDT,
B. A. YURTSEV. ALEXANDER INNOKENTIEVICH TOLMATCHEV (1903—1979)

16 ноября 1979 г. после тяжелой продолжительной болезни скончался выдающийся советский ботаник, вице-президент Всесоюзного ботанического общества, действительный член Академии естественных наук в Галле (ГДР), заслуженный деятель науки РСФСР, Таджикской ССР, Коми АССР, профессор Ленинградского государственного университета, заведующий кафедрой ботаники Александр Иннокентьевич Толмачев.

Первый период научной и научно-организационной деятельности А. И. Толмачева (1920—1942 гг.) связан с разработкой проблем арктической флористики и ботанической географии. Работая в Ботаническом саду, затем — в Ботаническом музее АН СССР в Ленинграде, возглавляя вновь созданную Северную базу АН СССР (в Архангельске, позднее в Сыктывкаре), он был участником и организатором многих экспедиций в разные районы европейского и сибирского Севера, в результате которых было сделано немало ботанических и географических открытий. Второй период (1942—1955 гг.) был связан с Таджикским (г. Душанбе), а затем Сахалинским (г. Южно-Сахалинск) филиалами АН СССР и ознаменовался разработкой проблем фитогеографии и генезиса флоры высокогорий и темнохвойной тайги. Возвращение в Ленинград в конце 1955 г. стало началом последнего, наиболее продуктивного периода научной, научно-общественной и педагогической деятельности А. И. Толмачева, выдвинувшей его в число лидеров советской ботаники. С 1958 по 1975 г. он возглавлял кафедру высших растений (ныне — кафедра ботаники), с 1963 по 1966 г. был деканом биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета. В это же время А. И. руководил Головным советом по биологии Министерства высшего и среднего специального образования РСФСР, был членом Президиума, затем вице-президентом Всесоюзного ботанического общества, председателем комиссии по изучению флоры и растительности высокогорий и комиссии по истории флоры и растительности при ВБО, экскурсионной комиссии Оргкомитета XII Международного ботанического конгресса, членом Президиума и председателем отделения биогеографии Всесоюзного географического общества СССР, членом президиума Всесоюзного палеонтологического общества, членом нескольких ученых советов и редакционных коллегий (в том числе редколлегии «Ботанического журнала»), ответственным редактором многих крупных коллективных изданий, сводок, сборников.

Перу А. И. Толмачева принадлежат свыше 300 научных работ, среди которых несколько монографий, в том числе его классические труды «Флора центральной части Восточного Таймыра» (1932—1935) и «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги» (1954), немало крупных систематических обработок и два учебника для университетов, в частности широко известное «Введение в географию растений» (1974). Особо следует выделить увидевшие свет 8 выпусков «Арктической флоры СССР», научным редактором и основным автором которых он являлся. Наиболее значительные циклы образуют также работы по происхождению арктических флор и ландшафтов современного типа, происхождению темнохвойной тайги и таежных ландшафтов, фитогеографии и генезису флоры высокогорий северного внетропического пояса, теории фитогеографии, и в частности теории флоры.

А. И. Толмачев — основоположник современной теории происхождения арктических флор и ландшафтов, основоположник современной сравнительной флористики в СССР. Ему были присущи яркий и мощный интеллект, глубокая и разносторонняя эрудиция, преданность науке, принципиальность, страстность в отстаивании своих научных начинаний. Истинный демократизм А. И., идущий от высокой интеллигентности, органическая потребность делиться с младшими товарищами и учениками своими знаниями, мыслями, опытом, наконец, сам пример его жизни, в которой отдыхом служила лишь смена форм работы, а научная и научно-общественная деятельность были неразделимы, — все это постоянно привлекало к нему молодежь. Поэтому не случайно научные начинания А. И. привели к формированию научных школ и направлений, стали темами крупных совещаний и коллективных монографий. Без преувеличения можно сказать, что все современные исследователи северных флор в СССР — ученики Толмачева. Не меньшее значение имели его работы, а также деятельность возглавлявшейся им комиссии по изучению флоры и растительности высокогорий ВБО для воспитания многих поколений исследователей растительного мира высокогорий нашей страны. На базе развитой А. И. концепции конкретной флоры в СССР сложилось несколько научных направлений в сравнительной флористике. Нельзя не отметить также очень большой вклад А. И. Толмачева в укрепление периферических учреждений Академии наук СССР, работе в которых он посвятил значительную часть своей жизни, в подготовку и воспитание ботанических кадров в нашей стране.

Научные труды А. И. и его научно-общественная, научно-организационная и педагогическая деятельность получили широкое признание в СССР и за рубежом, завоевали ему высокий авторитет, уважение и любовь представителей разных поколений ботаников. Товарищи и ученики Александра Иннокентьевича Толмачева навсегда сохранят о нем светлую память.

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКАМ ОПУБЛИКОВАННЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ А. И. ТОЛМАЧЕВА [1]

1974. 287. Новые данные о флоре Земли Франца-Иосифа. Бот. журн., 59, 2 : 275—279.

288. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Л., Наука. [Ред.; предисловие; ключ для определения семейств (совместно с А. Н. Лащенковой); семейства *Polypodiaceae*, *Lycopodiaceae*, *Isoëtaceae* (совместно с А. А. Дедовым и А. Н. Лащенковой)].

289. Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск, Наука. [Отв. редактор, Введение].

1975. 290. Арктическая флора СССР. Вып. 7. Л., Наука. [Ред.; предисловие; семейство *Papaveraceae*; семейство *Cruciferae* — общая характеристика, ключ для определения родов, роды *Sisymbrium*, *Descurainia*, *Erysimum*, *Arabis*, *Isatis*, *Alyssum*, *Draba*, *Capsella*; род *Thlaspi*. (Совместно с Б. А. Юрцевым)].

291. Area of species as reflection of its evolution. В кн.: Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр., 1. Л., Наука: 121.

292. Principal results in botanical investigation of high mountain areas in USSR. В кн.: Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр., 1. Л., Наука: 171. (Совместно с Л. И. Иваниной).

---

[1] Список работ А. И. Толмачева до 1963 г. опубликован в статье В. В. Петровского, О. В. Ребристой и Б. А. Юрцева (Бот. ж., 1963, 48, 12: 1850—1856), список работ с 1963 до 1974 г. — в статье Б. А. Юрцева (Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 3: 138—147).

293. Problems of floristic delimitation and subdivision of the Arctic. В кн.: Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр., 1. Л., Наука: 124. (Совместно с Б. А. Юрцевым и О. В. Ребристой).

1976. 294. Ареалы растений флоры СССР. Вып. 3. Л., Изд. ЛГУ. (Ред.; предисловие).

295. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М. (Ред.)

296. Секторальная дифференциация арктической флоры. В кн.: Симпозиум «География полярных стран». Тез. докл. Л., Гидрометеоиздат: 85—88. (Совместно с Б. А. Юрцевым и О. В. Ребристой). (Перев.: Yurtsev B. A., Tolmatchev A. I., Rebristaya O. V. Sectoral differentiation of the Arctic flora. In: Symposium Geography of polar countries. Leningrad, 1976. — Idem in: Symposium Geography of polar countries. Selected papers and summaries. Hanover, 1977).

297. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 2. Л., Наука. (Ред.).

298. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л., Наука. [Ред.; род *Draba*; семейства *Papaveraceae* и *Saxifragaceae*. (Совместно с В. А. Мартыненко)].

1977. 299. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 4. Л., Наука. (Ред.; семейство *Polemoniaceae*, род *Gentiana*).

300. (*Рец.*) Яворка-Чаподи. Иконография флоры юго-восточной части Центральной Европы. Бот. журн., 62, 12 : 1818—1819.

1978. 301. Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука: 9—104. (Совместно с Б. А. Юрцевым и О. В. Ребристой).

1979. 302. Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, Наука. [Отв. ред., совместно с И. М. Красноборовым].

1980. 303. Арктическая флора СССР. Вып. 8. Л., Наука. (Отв. ред., совместно с Б. А. Юрцевым; роды *Oxalis*, *Daphne*, *Calluna*, *Chamaedaphne*, *Loiseleuria*, *Phyllodoce*, *Oxycoccus*, *Diapensia*, *Menyanthes* — совместно с О. В. Ребристой).

Н. А. Миняев, О. В. Ребристая, В. М. Шмидт, Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

Получено 8 I 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.47 (47+57)

Е. Г. Бобров. Лесообразующие хвойные СССР. — Л.: Наука. 1978. 189 с. Т. 1100. Ц. 2 р. 10 к.

A. L. LYPA, I. S. IVCHENKO. *E. G. BOBROV.* CONIFERAE SILVIFICANTES UNIONIS SOVIETICI. 1978

Рецензируемая монография представляет собой ботанико-географический очерк видов-эдификаторов хвойных и смешанных лесов нашей страны. Ее автор — признанный специалист в области систематики и географии сем. *Pinaceae* Lindl. Результатом длительных исследований Е. Г. Боброва представителей данного семейства, а также других таксонов отдела *Pinophyta* были опубликованные в период с 1971 по 1978 г. историко-систематические очерки родов *Larix* Mill. и *Picea* A. Dietr., обобщенная обработка видов *Pinophyta* во «Флоре европейской части СССР», ряд более частных, но не менее интересных заметок по некоторым видам рода *Pinus* L. и, наконец, рецензируемая книга.

Безусловно, всестороннее изучение голосемянных, продолжающееся около полувека, позволяло автору охватить в своей монографии и семейства *Taxaceae* S. F. Gray, *Cupressaceae* Bartl., *Ephedraceae* Dumort., т. е. представить полную обработку отечественных видов *Pinophyta*, но ограничение лишь видами *Pinaceae* также может быть оправдано и одобрено. Не случайно автор не назвал книгу, например, «*Pinaceae* СССР», а подчеркнул, что исследовал лесообразующие породы, адресовав ее наряду с ботаниками широкого профиля и дендрологами, специалистам лесного хозяйства. Это позволило сосредоточить внимание на более углубленной характеристике видов *Abies* Mill. (с. 10—28), *Picea* (с. 29—60), *Larix* (с. 61—110), *Pinus* (с. 111—181) с выяснением их геологического прошлого, установлением распространения географических рас и сборных видов, решением ряда номенклатурных вопросов.

При таксономическом анализе автор применил метод видовых рядов, руководствуясь им при рассмотрении (объединении или разграничении) близких географических рас видов. Такой подход можно считать несомненной удачей, гарантирующей бережное отношение практически ко всем таксонам, описанным ранее, от разновидности до вида. Авторское кредо достаточно ясно определено во «Введении»: склонность не к обязательной критико-систематической обработке исследуемого объекта, но к непременному анализу накопленного ранее, что позволяет наметить тесную связь данного исследования с обработкой *Pinaceae* В. Л. Комаровым во «Флоре СССР», принятой Бобровым как исходный материал для современного изучения этого семейства.

Этому принципу Бобров неуклонно следует в описательной части монографии, в которой каждый из исследуемых родов подразделяется на ряд сборных видов с последующей их характеристикой. Таксономическая часть этих характеристик составлена таким образом, что после выделенных полужирным шрифтом и пронумерованных названий сборных видов следуют подкрепленные ссылками на первоисточники наименования составляющих их рас, далеко не всегда трактующихся автором монографии как синонимы. Правда, при описании таксонов автор отмечает несостоятельность некоторых из них как видов, однако не приводит в этих случаях номенклатурных комбинаций, как бы оставляя за собой право на дополнительные исследования и высказывания несколько иных суждений.

Следует отметить, что автор совершенно прав, указывая на отсутствие формального описания *Pinus cretacea* Kalenicz. в ранге вида. Он осуждает неправомерные попытки представить эту группу самостоятельной расой (видом) *P. sylvestris* s. l. Среди приведенных им синонимов наиболее приемлемым является классическая разновидность var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. Возможно также, что данная разновидность не является доледниковым реликтом. Но предположение автора о заселении ею мелов по рекам Верхнему Донцу и Осколу нам кажется сомнительным. За столь ничтожный исторический отрезок времени под влиянием климатических изменений могла произойти лишь некоторая морфогенетическая перестройка разновидности в сторону большей обособленности от близкородственной *P. sylvestris*. Возникновение и первичные этапы формирования *P. sylvestris* var. *cretacea* могли происходить в днепровское время или по крайней мере в начале голоцена.

Еще один критический вид — *Pinus fominii* Kondr., по мнению автора, не может быть отличен ни в ранге вида, ни в ранге разновидности или даже в ранге формы. Столь категоричное утверждение основывается на отрицании автором морфологических различий между *P. sylvestris* и *P. fominii*, на непринятии им положительных результатов сравнительных физико-химических исследований живицы этих сосен, проведенных Е. Н. Кондратюком и С. В. Гончаровым, а также на недостаточной географической обособленности этих групп. При этом автор допускает, что *P. fominii* — редкая форма, которая может быть похожа и на *P. kochiana* Klotzsch ex C. Koch. Последнее между тем дает, казалось бы, предпосылки для обособления *P. fominii* из сосен ряда *Sylvestres* Kondr. ex Bobr., куда она справедливо отнесена автором рецензируемой монографии. Ведь в процессе расообразования видов данного ряда *P. fominii* могла быть недостающим ныне звеном, связующим широкораспространенную в бореальной зоне Евразии *P. sylvestris* и приуроченную в основном к юго-восточному побережью Черного моря *P. kochiana*, характеризующуюся географической изоляцией. Основные местонахождения *P. fominii* на Украине сосредоточены именно между современными частями ареалов *P. sylvestris* и *P. kochiana*. Есть мнение (Котов, 1975), что *P. fominii* является гибридом *P. sylvestris* × *P. sosnowskyi* Nakai (последний вид Бобров относит к синонимам *P. kochiana*). Если это так, то в историческом прошлом ареалы *P. sylvestris* и *P. kochiana* на каких-то участках, в частности на территории современной Украины, смыкались и, возможно, перекрывались, образуя гибридогенную полосу. По мнению Боброва, на Кавказе в результате интрогрессивной гибридизации *P. sylvestris* была поглощена *P. kochiana*, а со второй половины голоцена все более вытеснялась с равнинных местообитаний, отступая на север. При этом неминуемо должны были остаться следы этой гибридогенной полосы, что подтверждается отдельными местонахождениями *P. fominii*.

Подобных вопросов дискуссионного характера в монографии немало; это вполне естественно, ведь речь идет о семействе, которое около 200 лет служит объектом специальных исследований. Рецензируемая монография много бы потеряла, если бы ее автор обошел вниманием ряд дискуссионных аспектов, не высказав своего мнения. Субъективизм при таксономическом анализе и рассмотрении вопросов генезиса хвойных неизбежен, и автор, учитывая большинство работ монографического характера, различных по широте тематики и глубине разработок поставленных задач, пользуется правом оценить те или иные результаты, высказывая свою точку зрения.

Например, анализируя результаты Л. Ф. Правдина по внутривидовой изменчивости *P. sylvestris*, автор вступает с последним в полемику, указывая на ряд номенклатурных неточностей и классификационных ошибок в его исследовании. По-видимому, ставить знак равенства между термином «климатические экотипы» и выделенными var. *occidentalis* Pravdin и var. *orientalis* Pravdin вряд ли правильно. Предложенное Правдиным своеобразное районирование климатических экотипов *P. sylvestris* и установление климатипов разновидностей имеют скорее всего прикладное значение, в известной мере уводя от решения вопросов генезиса видов *Pinaceae*, а также изучения развития и формирования флоры и дендрофлоры СССР и сопредельных территорий.

Историко-генетические разделы предваряют все характеристики видов исследованных Бобровым родов, а перед разделом об истории елей автор счел необходимым поместить очерк о гибридизации и интрогрессивной гибридизации, открытой и описанной им в 1944 г. Автор останавливается здесь на интрогрессии видов *Picea* Сибири, Дальнего Востока, Северной Америки. Несколько бледнее на этом фоне выглядит характеристика сборного европейского вида *Picea abies* (L.) Karst. Хотелось бы знать компетентное суждение автора о флорогенетическом значении разновидностей и подвидов *P. abies*, особенно установленных в последнее время В. И. Парфеновым, М. А. Голубцом и др. В этом плане интересно было бы напомнить о дискуссии, намеченной несколько лет назад в трудах Е. Н. Кондратюка, М. А. Голубца, Л. Ф. Правдина, В. И. Чопика относительно видовой самостоятельности и филогенетических особенностей *Picea montana* Schur, которой посвящено специальное исследование С. С. Павлыка (1969).

Рецензируемая монография является этапным флорогенетическим исследованием сосновых СССР, подводящим итоги предыдущих обработок, освещающим насущные проблемы современного изучения *Pinaceae* и показывающим необходимость решения грядущих задач филогенетической систематики *Pinophyta*. Известные нам отзывы сотрудников лесохозяйственных предприятий говорят о том, что книга оказалась полезной и в практике лесохозяйственной деятельности. Думается, не одно десятилетие послужит она необходимым справочником при теоретических и практических разработках.

ЛИТЕРАТУРА

Котов М. И. (1975). (*Рец.*). Флора европейской части СССР, т. I. Бот. ж., 60, 9. — Павлык С. С. (1969.) Биологические и лесохозяйственные особенности карпатской горной ели (*Picea montana* Schur). Автореф. канд. дис. Киев.

А. Л. Лыпа, И. С. Ивченко.

Киевский государственный университет,
Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 V 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 582

Luciano Bernardi. Tentamen revisionis generis *Ferulago*. Boissiera, Geneve, vol. 30, 1979, 182 pag., 17 fig. (**Лючиано Бернарди.** Попытка ревизии рода *Ferulago*. 1979)

V. M. VINOGRADOVA. *LUCIANO BERNARDI.* AN ATTEMPT TO REVISE GENUS *FERULAGO*, 1979

В капитальной монографии рода, сделанной на современном уровне исследования с применением новейших методов систематики растений, предпринята попытка ревизии рода *Ferulago*. Необходимость ревизии рода была очевидна, тем более что этот род давно уже не был объектом критического изучения. Работу над родом *Ferulago* Л. Бернарди проводил в течение ряда лет: в 1975 г. вышла в свет его первая статья по этому роду.

Монография написана на английском языке, но ключ для определения видов и их описания даны по-латыни. Текст иллюстрирован рисунками частей растений, приведены ареалы секций рода, а при описании видов — «визитные карточки» (visiting cards). Книга состоит из «Введения», 5 глав, «Заключения», списка литературы, указателя видов и их образцов.

Род *Ferulago* изучался Бернарди не изолированно, а вместе с родами *Ferula* и *Peucedanum*, с которыми род *Ferulago* состоит в тесном родстве.

В первой главе даны четыре основные морфологические характеристики, благодаря которым четко устанавливаются границы родов *Ferulago*, *Ferula* и *Peucedanum*. По расположению зонтиков на стебле Бернарди выделяет 3 типа соцветий, которые встречаются у видов рода *Ferulago*. У каждого из трех родов превалирует определенный тип соцветия. В родах *Ferula* и *Ferulago* преобладает I тип соцветия — на главном стебле зонтики расположены мутовками (например, у *Ferulago campestris*). Изучение типов соцветий привело Бернарди к выводу о том, что ряд видов рода *Ferula* из подрода *Peucedanoides* (*Ferula caucasica*, *F. dschaudschamyr*, *F. syreitschikowii* и др.), имеющих II тип соцветия (зонтики располагаются в метельчатом соцветии, как у *Ferulago stellata*), лучше поместить в род *Peucedanum*. Кроме того, он считает, что Е. П. Коровин (1947)[1] в своей великолепной монографии описал слишком много видов рода *Ferula*.

Это предположение Бернарди, безусловно, в определенной мере правильно. Систематик, который возьмется за ревизию рода *Peucedanum* (Бернарди сам намерен это в ближайшие годы осуществить), в первую очередь станет искать границу между родами *Ferula* и *Peucedanum*. Мы до сих пор сталкиваемся с явлением переноса видов из рода *Peucedanum* в род *Ferula*, или наоборот: например центральноазиатский вид *Peucedanum rigidum* Bunge, который был недавно перенесен в род *Ferula* под новым названием.

У трех ревизуемых родов Бернарди выделил 6 типов пластинки листа. Каждый род характеризуется определенным типом.

Изучены листочки обертки и оберточки и влагалища листьев. Листочки обертки и оберточки у всех трех родов могут или быть, или совсем отсутствовать: у рода *Ferulago*, как правило, есть те и другие. Влагалища листьев у рода *Ferulago* всегда небольшие или их совсем нет в отличие от *Ferula* и *Peucedanum*, у которых они развиты и очень варьируют по форме.

Во второй главе книги, которая посвящена таксономическим взаимоотношениям между тремя родами, обсуждаются 4 морфологические характеристики, изложенные в предыдущей главе. Оказывается, что у представителей рода *Peucedanum* наблюдаются признаки, описанные во всех характеристиках, род *Ferula* выделяют крупные влагалища листьев, для рода *Ferulago* обязательно присутствие покрывала и покрывальца. Бернарди приводит ареал рода *Peucedanum*, который встречается в Азии, Европе и Африке. Ареал этого рода намного превышает ареал родов *Ferula* и *Ferulago*, обитающих на тех же континентах. Заключение Бернарди о том, что род *Peucedanum* можно рассматривать здесь в качестве общего предка всех трех родов, но еще «полного жизни», не лишено убедительности.

---

[1] Работы, помещенные в библиографии рецензируемого издания, в список литературы не включаются.

В третьей главе рассматривается наиболее важный признак плода рода *Ferulago* — число секреторных канальцев.

В свое время W. Koch (1825) выделил род *Ferulago* из рода *Ferula* на основании присутствия в плоде большого числа секреторных канальцев. Бернарди нашел, что число канальцев в плоде у каждого вида рода *Ferulago* весьма изменчиво. Это и отражено на визитных карточках и в ключе для определения видов. Спинные (дорсальные) канальцы, как правило, более многочисленны, чем комиссуральные (у *F. granatensis* число дорсальных канальцев доходит до 60), однако у *F. humilis* — одинаковое число канальцев на спинке и на комиссуре плода (по 36).

Число канальцев в плоде зонтичных часто невелико и является постоянным родовым или видовым признаком. Плоды видов рода *Ferulago* особенно богаты секреторными канальцами на комиссуральной стороне в отличие от родов *Ferula* и *Peucedanum*. Автор отмечает корреляцию между числом канальцев в плоде, формой пластинки листа и географическим распространением видов, о чем он подробно пишет в этой главе.

Четвертая глава монографии посвящена разделению рода на секции, она предваряет самую обширную пятую главу, где дан обзор рода *Ferulago*: синонимика видов, их описания, родство и распространение, а также перечислены все виденные экземпляры.

Для каждого вида *Ferulago* в систематической части работы Бернарди приводит визитную карточку, в которой учитывается число секреторных канальцев в плоде, изображены тип соцветия, кончик сегмента пластинки листа и часть листа. Во время написания рецензируемой работы автор небезуспешно пользовался своим нововведением, и подобный графический метод изображения признаков помог ему при идентификации видов. Естественно, что в дальнейшем любой специалист, который будет определять виды рода *Ferulago*, непременно обратит внимание на визитные карточки, помещенные в работе.

В «Заключении» Бернарди пишет, что род *Ferulago* Koch принят им с поправками E. Boissier (1872) и с включением в этот род *Lophoscidanum* DC. Из ранее известных 50 видов рода *Ferulago* Бернарди оставляет 39, причем никаких внутривидовых таксонов в работе не описано и не принято. Бернарди разбивает род на 3 секции в зависимости от числа канальцев в плоде и общей морфологии видов.

Для флоры СССР Б. К. Шишкин (1951) принимал 7 видов рода *Ferulago*. Из трех описанных им видов Бернарди признает лишь *F. daghestanica*. Таким образом, после ревизии Бернарди для нашей территории им оставлено 6 видов рода *Ferulago*: *F. subvelutina* Rech. fil., *F. setifolia* C. Koch, *F. sylvatica* (Bess.) Reichenb., *F. aucheri* Boiss., *F. campestris* (Bess.) Grec., *F. daghestanica* Schischk.

Список литературы насчитывает около 100 работ 86 авторов, причем русская литература представлена работами Шишкина и Коровина. Работа М. Г. Пименова и Л. П. Томкович 1978 г., посвященная изменчивости и таксономии *Ferulago galbanifera* (Mill.) Koch, видимо, еще не могла быть известна Бернарди. В этой статье и в рецензируемой работе авторы по-разному понимают одни и те же виды. М. Г. Пименов с соавторами дал для *F. campestris* более правильное приоритетное название *F. galbanifera* (Mill.) Koch, проведя биометрическое исследование признака длины конечных долек листа *F. taurica*, *F. daghestanica* и *F. galbanifera*, по которому эти виды различались. Был сделан вывод о том, что эта изменчивость наблюдается в пределах одной популяции *F. galbanifera* и связана с экологией вида. Ими был принят один вид *F. galbanifera*, а *F. taurica* и *F. daghestanica* поставлены к нему синонимами. Бернарди, напротив, оставляет *F. daghestanica* самостоятельным видом, а *F. taurica* считает синонимом *F. aucheri*.

Монография рода *Ferulago* представляет несомненный интерес для систематиков и является достойным образцом при составлении сводок по отдельным родам зонтичных.

В. М. Виноградова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1980.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31

ВТОРЫЕ ГОРДЯГИНСКИЕ ЧТЕНИЯ

E. L. LYUBARSKI, V. I. POLUYANOVA. THE SECOND GORDYAGIN READINGS

Кафедра ботаники Казанского государственного университета и Казанское отделение ВБО, начиная с 31 X 1977 (Любарский, Полуянова, 1979), организуют раз в три года Гордягинские чтения.

30 X 1980 в Казани состоялись вторые Гордягинские чтения. С докладом «А. Я. Гордягин и В. Н. Сукачев», посвященным 100-летию со дня рождения В. Н. Сукачева и 115-летию со дня рождения А. Я. Гордягина, выступил ученик А. Я. Гордягина — **М. В. Марков** (Казань). На большом и интересном материале с привлечением неопубликованных писем В. Н. Сукачева автор показал тесные научные связи и единство во взглядах по основным вопросам геоботаники между Казанской (школа А. Я. Гордягина) и Ленинградской (школа В. Н. Сукачева) геоботаническими школами.

Г. Б. Гортинский (Архангельск) в докладе «Биометрические работы А. Я. Гордягина как основа современного учения об изменчивости растений» проанализировал цикл биометрических работ Гордягина, показав роль этих исследований в становлении и развитии статистических методов в советской геоботанике и учении об изменчивости растений.

В обсуждении докладов приняли активное участие Н. В. Напалков, Н. А. Краснов, Е. Л. Любарский.

ЛИТЕРАТУРА

Любарский Е. Л., Полуянова В. И. (1979). Гордягинские чтения. Бот. ж., 64, 1.

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет.

Получено 10 XI 1980.

УДК 002.704.31 : 502.7 (47+57)

VI ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ «АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ И ПРИЛЕГАЮЩИХ К НИМ ТЕРРИТОРИЙ»

(Березинский биосферный заповедник, БССР, 5—7 IX 1979)

O. L. KUZNETSOV, A. I. MAXIMOV. THE 6TH ALL-UNION CONFERENCE «ANTHROPOGENIC CHANGES AND PROTECTION OF VEGETATION OF SWAMPS AND NEIGHBOURING AREAS» (BEREZINSKY BIOSPHERIC RESERVE, BSSR, SEPTEMBER 5—7, 1979).

В сентябре 1979 г. проходило очередное Всесоюзное совещание по болотоведению. Оно проводилось Институтом экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР, научными советами АН СССР и АН БССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», секцией болотоведения Всесоюзного ботанического общества и Березинским государственным биосферным заповедником на базе последнего.

Совещание было посвящено актуальной проблеме антропогенного влияния на флору и растительность болот и прилегающих территорий, а также организации охраны болот в разных районах нашей страны.

Актуальность тематики совещания и широкий круг рассматриваемых вопросов привлекли к нему большое число участников (115 человек) — ученых и специалистов из 58 научных и научно-производственных учреждений РСФСР (Москва, Ленинград, Петрозаводск, Воронеж, Горький, Ярославль и др.), Белоруссии (около половины участников), Украины, Эстонии, Литвы, Армении. Состав участников совещания был очень пестрым — геоботаники-болотоведы, мелиораторы, гидрологи, лесоведы, экономисты, специалисты в области охраны природы. Значительную часть участников совещания составляли молодые ученые.

Пленарное заседание открыл директор Института экспериментальной ботаники АН БССР **В. И. Парфенов**, он также зачитал приветствие Президента АН БССР академика Н. А. Борисевича. На открытии совещания присутствовали заместители министров Мелиорации и водного хозяйства БССР, Лесного хозяйства БССР и заместитель председателя Госкомитета БССР по охране природы. На пленарном заседании было заслушано 7 докладов.

В докладе **И. И. Лиштвана** и **И. Г. Тановицкого** (Институт торфа АН БССР) «Основные принципы охраны болот» были предложены критерии для выделения торфяных месторождений с целью их охраны: 1) водораздельные месторождения, поддерживающие водный баланс окружающей территории; 2) месторождения пойменного залегания, защищающие от эрозий берега рек и сельскохозяйственные земли; 3) месторождения со значительными запасами ягод; 4) месторождения с ценными лекарственными растениями; 5) рекреационные зоны.

В докладе говорилось также о необходимости составления комплексной программы по выяснению антропогенного влияния на болота.

Доклад **М. С. Боч** и **В. В. Мазинга** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Тартуский университет) «Некоторые итоги и перспективы охраны и рационального использования болот в СССР» был посвящен результатам работы советской группы «Телма» за 12 лет. Несколько лет назад вопросы охраны болот еще не поднимались на совещаниях болотоведов, поэтому очень важно, что данной проблеме посвящено специальное совещание. Благодаря усилиям многих ученых-болотоведов в настоящее время в СССР охраняется более 300 болот, что составляет около 2% от площади всех болот, однако этого недостаточно: необходимо, чтобы охраняемые болота составляли не менее 10%.

В докладе поднимался вопрос о необходимости выделения буферной зоны вокруг охраняемых болот шириной 0.5—1 км. Говорилось также о возросшем влиянии человека на болота в результате широко ведущегося осушения, пожаров, вытаптывания, евтрофикации, синантропизации.

По мнению авторов, охрана болот преследует следующие цели: 1) научные; 2) рекреационные (национальные парки, туризм); 3) водохозяйственные; 4) ресурсоохранные; 5) сохранение запасов ценного органического вещества — торфа.

В докладе **И. Д. Юркевича** и Д. С. Голода (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) «Болота Белорусской ССР, их размещение, хозяйственное использование и охрана» была дана характеристика болот Белоруссии с подробным анализом их хозяйственного использования. В настоящее время в Белоруссии освоена $1/_3$ болот, для последующего освоения считается пригодными 1.3 млн. га.

В. И. Парфенов (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) в докладе «Антропогенные изменения флоры и растительности, их классификация и значение в динамике растительного покрова» показал, как происходит изменение растительности болот и прилегающих территорий под влиянием мелиорации. Докладчик отметил, что в настоящее время в связи с интенсивным осушением болот происходит общая мезо- и ксерофитизация флоры и растительности Белоруссии.

В докладе **В. С. Гельтмана** (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) «Лесотипологические комплексы как территориальные лесоболотные экосистемы» было отмечено, что до последнего времени остается малоизученным вопрос о влиянии осушения болот на окружающие территории, и в частности на леса.

Основная часть доклада была посвящена принципам выделения лесотипологических комплексов, представляющих собой сочетания определенных типов лесов и болот. При использовании этого метода составлена карта лесотипологических комплексов Белоруссии. Поскольку болота нередко являются частью лесоболотных экосистем, то выделение лесотипологических комплексов позволит более правильно оценить последствия осушения болот на леса.

А. В. Бойко (Центральный ботанический сад АН БССР) в докладе «Закономерности продуцирования и функциональные свойства лесных экосистем, их охрана в зоне нарушения естественного водного режима» отметил, что болота по-разному влияют на сток и гидрологический режим рек. Гидрологическое значение болот зависит от почв и распределения незаболоченных участков и болот. Каждому ландшафту присущи свой водный режим и специфичный для него водный баланс.

Докладчик указал на существование тесной связи между водным балансом и продуктивностью верхнего и нижнего ярусов лесных экосистем, отметил, что в условиях Полесья осушение болот отрицательно сказывается на водном балансе в радиусе 5—6 км.

В выступлении **Ю. Н. Чичикина** (Березинский биосферный заповедник) «Система мероприятий по сокращению антропогенного воздействия на природные комплексы Березинского заповедника» была дана характеристика природных условий заповедника. В связи с тем, что заповедник с 1978 г. объявлен биосферным, здесь заложены постоянные пробные площади для мониторинга, в том числе и на болотах, где ведутся регулярные наблюдения за сезонной динамикой растительности, динамикой грунтовых вод и другие исследования.

В связи с большим количеством участников работа совещания проходила на двух секциях. Кроме того, было представлено около 20 демонстрационных докладов, которые также активно обсуждались.

Секция «Антропогенные изменения растительности болот и прилегающих к ним территорий» работала в течение двух дней. На секции было сделано около 30 докладов, посвященных динамике растительности болот и прилегающих к ним территорий в связи с мелиорацией. О болотах Нечерноземной зоны РСФСР говорилось в докладах В. М. Медведевой (Институт леса Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск), А. А. Корепанова (Пермская лесная опытная станция), М. С. Боч (БИН), Б. В. Бабикова (Ленинградская лесотехническая академия), К. Н. Дьяконова и Е. С. Сперанской (Московский университет). Большая группа докладов на этой секции была сделана учеными Белоруссии: Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковским, Н. В. Козловской, Е. Г. Петровым (Институт экспериментальной ботаники АН БССР), В. К. Поджаровым и Л. М. Саковичем (Белорусский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Припятский заповедник), В. И. Зерновым (Белорусский научно-исследовательский институт лесного хозяйства), А. И. Русаленко (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) и другими. Болотам Украины были посвящены доклады Л. С. Балашева, Т. Л. Андриенко, А. И. Кузмичева (Институт ботаники АН УССР) и И. М. Григоры (Украинская с.-х. академия). На секции также были заслушаны доклады, посвященные болотам Ульяновского Предволжья (И. В. и Н. В. Благовещенские, Ульяновский педагогический институт), Армении (Н. М. Барсегян, Ботанический институт АН АрмССР), Эстонии (Э. И. Роосалусте, Тартуский университет), Западной Сибири (О. В. Полкошникова, Московский университет).

На секции «Принципы охраны болот и болотных экосистем. Теоретические проблемы болотоведения» было сделано также около 30 докладов. Большинство из них (20) было посвящено рациональному использованию и состоянию охраны болот в некоторых областях СССР. В докладах большое внимание уделялось принципам выбора болот для их охраны, роли болот и заболоченных земель в различных природных комплексах. Охране и рациональному использованию болот на Украине посвятили доклады В. П. Литвак (Житомирский с.-х. институт), Т. Л. Андриенко и Е. И. Прядко (Институт ботаники АН УССР), И. К. Головач (Совет по изучению производительных сил Украинской ССР), В. К. Мякушко с соавторами (Институт ботаники АН УССР), О. Н. Петренко (Сектор географии АН УССР). Большое внимание охране болот уделяется в Белоруссии. Этим вопросам были посвящены доклады И. Д. Юркевича с соавторами (Институт экспериментальной ботаники АН БССР), В. К. Поджарова (Белорусский научно-исследовательский институт лесного хозяйства), К. Л. Забелло с соавторами (Белорусский технологический институт), Е. С. Журомской, Т. Ф. Рослик (Научно-исследовательский институт экономики при Госплане БССР), М. В. Кудина с соавторами (Березинский заповедник), Н. Н. Рубана (Припятский заповедник). Об охране болот Карелии сообщалось в докладе В. Ф. Юдиной с соавторами (Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск), Ярославской обл. — В. В. Гороховой (Ярославский педагогический институт), Свердловской обл. — В. И. Маковского (Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР), Литвы — Р. Ю. Пакальниса и Ж. П. Лаздаускайте (Институт ботаники ЛитССР), Среднего Поволжья — С. В. Мельниковой и Г. С. Антоновой (Горьковская геолторфразведка).

В нескольких докладах на этой секции затрагивались теоретические вопросы болотоведения.

Т. К. Юрковская (БИН) охарактеризовала основные лесоболотные сочетания Карелии и пути их рационального использования.

Л. Я. Смоляницкий (Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства) сделал доклад «О специфичности обмена веществ выпуклых олиготрофных болот». Метаболизм верховых болот практически является метаболизмом сфагновых мхов, у которых нет затрат на потребление воды и минеральных веществ, каждая их клетка окружена питательным раствором.

Е. А. Галкина и **Т. А. Попова** (Всесоюзное географическое общество СССР) в докладе на тему «Природа болотных массивов и дистанционные методы ее изучения» сообщили об использовании радиолокационной и аэрофотосъемки для изучения болот.

В. Д. Лопатин (Институт биологии Карельского филиала АН СССР) посвятил свое выступление объектам изучения в болотоведении. Он выделил шесть таких объектов: растительность, торфа, торфяные залежи, болотные фации, мезоландшафты (урочища) и болотные системы. Каждый из них имеет свои особенности и методы исследований, каждый должен иметь свою классификацию.

О. Л. Кузнецов (Институт биологии Карельского филиала АН СССР) сделал доклад об аапа болотах Карелии. В докладе были приведены результаты изучения растительности, стратиграфии и динамики аапа болот. На основании химических анализов торфов гряд и мочажин центральных частей аапа болот автором сделан вывод, что большинство аапа болот Карелии находятся на мезотрофной стадии развития.

М. А. Илометс (Институт геологии АН ЭССР, Таллин) в докладе «О динамике торфообразовательных процессов и аккумуляции торфа на верховых болотах Эстонии» привел результаты исследований по росту и развитию кочек на верховых болотах. Автор сделал вывод о цикличности роста сфагновых кочек и торфонакопления под ними. Сфагновая кочка, вырастая до предела уровня капиллярного подъема воды, прекращает свой рост. После того, как межкочье накопит определенный слой торфа и уровень воды поднимается выше, начинается новый цикл роста кочек.

На заключительном пленарном заседании были проведены обсуждение докладов, общая дискуссия и подведены итоги работы совещания, а также принято Решение (публикуется ниже). Все выступающие отметили, что совещание было очень своевременным и актуальным.

Совещание было прекрасно организовано, несмотря на большое количество участников. Участники совещания познакомились с Березинским биосферным заповедником и постановкой в нем научных исследований по болотоведению, побывали на болотных стационарах, большом ландшафтно-геоботаническом профиле, осмотрели вольеры с дикими животными. Участники совещания посетили партизанские места на территории заповедника. Кроме того, для участников совещания были организованы экскурсии по Минску, на Курган Славы и в Хатынь. Все участники совещания получили памятные подарки — книги, значки, фотографии и сувениры.

Участники совещания выразили благодарность оргкомитету, Институту экспериментальной ботаники АН БССР (директор В. И. Парфенов) и Березинскому биосферному заповеднику (директор Ю. Н. Чичикин) за хорошую организацию совещания.

РЕШЕНИЕ
VI ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ «АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ И ПРИЛЕГАЮЩИХ К НИМ ТЕРРИТОРИЙ»

В период ускоренного научно-технического прогресса, быстрого развития промышленности, транспорта, сельского хозяйства и вовлечения в эксплуатацию все большего количества природных ресурсов разработка научных основ рационального природопользования и охраны естественных объектов природы имеет общегосударственное значение. В Конституции СССР, решениях XXV съезда КПСС, постановлениях ЦК КПСС и СМ СССР «Об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов» (1972) и «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов» (1978) указано на необходимость дальнейшей разработки и осуществления мероприятий по охране окружающей природной среды и рациональному использованию ее богатств. Научно обоснованное сочетание охраны и рационального использования земельных, водных, растительных и иных природных ресурсов в народном хозяйстве является непременным условием социального прогресса. Планирование, прогнозирование и контроль природопользования — насущная задача научных и производственных организаций.

Эти требования особенно актуальны применительно к болотам, которые сочетают одновременно земельные, водные, растительные, сырьевые ресурсы. При этом растительные богатства болот крайне специфичны. Болота являются важным функциональным звеном крупных и мелких территориальных экосистем, оказывают влияние на прилегающие территории и многие экологические параметры природной среды. Поэтому охрана болот должна исходить из их многоцелевого значения, а в использовании болот должны соблюдаться принципы плановости и рационального расходования невосстановимых ресурсов болот.

VI Всесоюзное совещание «Антропогенные изменения и охрана растительности болот и прилегающих к ним территорий» созвано в Белорусской ССР исходя из того, что республика располагает многолетним опытом по использованию торфяных ресурсов и мелиорации болот и в ней достаточно полно поставлены вопросы охраны болот. Этот опыт может быть учтен при разработке мероприятий по использованию и охране болот в Нечерноземной зоне СССР в связи с Постановлением ЦК КПСС и СМ СССР «О мерах по дальнейшему развитию сельского хозяйства Нечерноземной зоны РСФСР» и решениями июльского (1978 г.) Пленума ЦК КПСС. На территории республики в больших масштабах производятся и планируются в будущем работы по мелиорации, освоению и комплексному использованию болот и заболоченных земель. В БССР создан охраняемый фонд болот из 194 торфяных месторождений площадью 233.8 тыс. га, что составляет 10.1% общей площади торфяного фонда, а также организованы 20 заказников-клюквенников, 7 озерных заказников, 5 резерватов битуминозного сырья, 4 резервата гидролизного сырья.

Совет Министров БССР поручил АН БССР и Министерству высшего и среднего специального образования БССР предусматривать в планах на 1981—1985 гг. проведение научно-исследовательских работ по изучению природных комплексов заказников республиканского значения, а также выполнить исследования по выявлению новых природоохранных объектов на территории республики.

Учитывая, что влияние осушения болот распространяется на прилегающие территории, с целью предотвратить и максимально снизить отрицательные воздействия гидротехнических мероприятий на окружающую природу, ЦК КПБ и СМ БССР обязали АН БССР совместно с ЦНИИ комплексного использования водных ресурсов, БелНИИ мелиорации и водного хозяйства и другими научно-исследовательскими учреждениями республики разработать «Методические рекомендации по оценке влияния мелиоративных систем на экологические комплексы мелиорированных и прилегающих территорий». Данные «Методические рекомендации» подготовлены и утверждены Научным Советом по проблемам Полесья. Помимо оценки влияния мелиоративных систем на экологические комплексы, они содержат рекомендации по сохранению в естественном состоянии при мелиоративном строительстве ценных ландшафтов и объектов растительности.

Совещание проходило с 5 по 7 сентября в пос. Домжерицы Лепельского р-на, Витебской обл. — центре Березинского государственного биосферного заповедника БССР, располагающего крупными болотными системами различной типологической структуры. В работе совещания приняли участие 115 человек — ученые и специалисты в области болотоведения, ресурсоведения, экологии и охраны природы, географии, экономики, представляющие 58 научных и научно-производственных учреждений, вузов, опытных станций, заповедников Москвы, Ленинграда, Киева, Таллина, Тарту, Вильнюса, Воронежа, Минска, Петрозаводска, Ярославля, Горького, Свердловска и многих других научных центров Российской Федерации, Эстонии, Литвы, Украины, Белоруссии, Армении. В совещании приняли участие заместители министров Мелиорации и водного хозяйства БССР, Лесного хозяйства БССР и заместитель председателя Госкомитета БССР по охране природы.

Основное внимание совещание уделило проблеме изменения растительности болот и прилегающих к ним территорий под воздействием деятельности человека и разработке принципов и научных положений по охране болот и болотных экосистем.

Заслушав и обсудив представленные доклады, совещание отмечает:

1. Осуществляемая во многих природных регионах СССР в широких масштабах гидротехническая мелиорация болот и заболоченных земель приводит к перестройке крупных экологических систем. Изменению подвергаются не только объекты мелиорации, но и прилегающие к ним территории и естественно сложившиеся функциональные связи экологических и биологических компонентов окружающей среды. В настоящее время интенсивно протекают процессы изменения экологического режима и растительного покрова болот и болотных систем. Эти изменения происходят как следствие прямого воздействия осушительной мелиорации, так и в результате косвенных, вторичных ее последствий и последействий. Вследствие этого вопрос об охране болот является очень важным.

2. В СССР за последнее десятилетие проделана большая работа по охране болот. Под руководством и при участии советской группы международного проекта «Телма» охраняется (по разным формам охраны) более 300 болотных массивов (не считая болот, расположенных в государственных заповедниках), составляющих около 2% болот страны. Выбор объектов для охраны определяется гидрологическими, научными, ресурсоведческими, историческими, рекреационными и другими принципами.

3. В последнее десятилетие значительно улучшились проектирование и строительство гидромелиоративных систем с учетом научных рекомендаций по рациональному использованию и охране болот, предотвращению отрицательного влияния мелиоративных систем на прилегающие экологические комплексы. Однако нередки случаи непродуманного и необоснованного осушения территорий, в частности верховых болот, узких пойм верховьев рек, гидрологически ценных объектов, заболоченных высокопродуктивных лесных массивов.

4. Несмотря на значительные достижения научных учреждений по проблеме влияния гидромелиорации на динамику растительного покрова и продуктивность естественной растительности, многие вопросы этой проблемы не решены или трактуются противоречиво, что в основном является следствием отсутствия планомерности и преемственности в исследованиях, единого плана исследований в отдельных регионах, указывает на необходимость координации. Региональные результаты, полученные на локальных объектах, иногда трактуются как общие закономерности, что приводит к субъективным выводам о положительных или отрицательных последствиях мелиорации.

Совещание постановляет:

1. Считать актуальной задачей болотоведения и экологии в 11-й пятилетке развитие исследований по антропогенезу болот и болотной растительности, изучение функционального значения болот в экологических территориальных экосистемах, дальнейшую разработку принципов охраны болот и практических рекомендаций по сохранению в естественном состоянии ценных ландшафтов и объектов растительности при мелиоративном строительстве и народнохозяйственном освоении крупных регионов.

2. Рекомендовать научным учреждениям, разрабатывающим проблемы болотоведения, ресурсоведения, экологии и охраны природы:

— провести типологические исследования по динамике болотной растительности крупных регионов с целью обобщения и систематизации происшедших антропогенных сукцессий;

— провести оценку природных регионов различного таксономического ранга по количественным и качественным показателям участия и значимости в них болот и болотных систем;

— рассматривать функциональную природоохранную значимость болот как структурных элементов конкретных территориальных экологических комплексов;

— разрабатывать и совершенствовать методы оценки влияния мелиорации болот на изменение состава и продуктивность растительных сообществ прилегающих территорий.

3. В целях планомерного рационального использования и охраны ресурсов болот, их функциональных свойств руководствоваться при оценке болот разделением их на 4 категории: 1) разрабатываемый фонд, 2) земельный фонд, 3) охраняемый фонд, 4) запасной фонд.

4. Принять следующие критерии выделения болот для охраны, разработанные под руководством советской группы «Телма», Институтом торфа АН БССР и Горьковской геологоразведочной экспедицией треста «Геолторфразведка»:

а) для поддержания количества водных ресурсов сохраняются болота

— расположенные на водоразделе и являющиеся источником питания мелких рек и крупных озер при меженном расходе 1 литр в секунду по основному источнику;

— при наличии родников, используемых в курортологии или как источник питьевой воды с дебетом свыше 0.2 литра в секунду;

— площадью от 1 до 10 га, расположенные на сельскохозяйственных угодьях (кроме пашни), и от 1 до 30 га в лесах, если они являются регулятором благоприятного водного режима прилегающей территории (ограничения не распространяются на месторождения, подстилаемые тяжелыми водоупорными грунтами);

— если подстилаемый грунт и грунт прилегающих территорий сложены из песков и супесей и при осушении невозможно поддерживать необходимый уровень грунтовых вод в летний период;

б) для защиты пойм рек от почвенной эрозии сохраняются характерные участки болот пойменного залегания, а также защищающие сельхозугодья от эрозии (выявляются обследованием);

в) для сохранения дикорастущих ягод и лекарственных трав резервируются болота

— при площади клюквоносных участков 15% и более от общей площади, среднегодовом урожае клюквы свыше 200 кг/га и общей площади клюквоносного участка более 10 га на одном массиве;

— с наибольшим количеством видов и запасов лекарственного сырья в каждом природном регионе сохраняются по 3—4 характерных болотных массива (выявляются спецызысканиями);

г) для сохранения редких и исчезающих видов флоры и фауны, редких и ценных болотных растительных ассоциаций создаются заказники из расчета не менее двух на каждый природный регион (определяются исследованиями);

д) для научных целей сохраняются все уникальные торфяные месторождения в генетическом, геохимическом и других планах (по заключению ученых);

е) в рекреационных и санитарных целях запрещается разрабатывать торфяные месторождения на добычу торфа, расположенные у поселков городского типа с населением до 20 тыс. чел. в зоне 5 км, у городов с населением от 20 до 100 тыс. чел. — в зоне 5—10 км и с населением свыше 100 тыс. чел. — 10—25 км. При наличии в городах предприятий химической промышленности защитная зона увеличивается на 25%;

ж) для охотничьих хозяйств сохраняются болота, имеющие большое значение в воспроизводстве ценных представителей охотничьей фауны, а также сохраняются все уникальные и богатые рыбой озера и торфяные месторождения, на которых они расположены (по предложениям Госкомитета при СМ БССР по охране природы и общества охотников и рыболовов);

з) для поддержания равновесия в экологических системах дополнительно резервируются месторождения, если площадь болот, оставляемых в естественном состоянии по вышеизложенным критериям в каждом регионе, составляет менее 15% от общей площади. Дополнительное резервирование производится по б, в, и г пунктам принятых критериев.

5. Учитывая, что мелиорация сельскохозяйственных земель оказывает влияние на прилегающие лесные массивы, установить, что мелиорацию болотных лесов проводить в случае необходимости, но не ранее, чем через 5—8 лет после завершения сельскохозяйственной мелиорации.

6. Одобрить разработанные АН БССР «Методические рекомендации по оценке влияния мелиоративных систем на экологические комплексы мелиорированных и прилегающих территорий» (1978) и рекомендовать использовать их для аналогичных целей в других регионах с учетом их особенностей.

7. Одобрить «Методические указания по выявлению торфяных месторождений в качестве природоохранных объектов» (1979), подготовленные трестом Геолторфразведка Министерства геологии РСФСР и Институтом торфа АН БССР.

8. Просить исследовательские и проектные организации, разрабатывающие и осуществляющие гидротехнические мелиорации земель, обязательно предусматривать сохранение при мелиоративном строительстве ценных ландшафтов и объектов естественной растительности с учетом разработанных рекомендаций.

9. Просить государственные учреждения по охране природы (Министерство сельского хозяйства СССР, Министерство мелиорации и водного хозяйства СССР, государственные комитеты по охране природы союзных республик и другие ведомства) усилить контроль за проектированием и осуществлением мелиоративных работ с учетом рекомендаций по выделению природоохранных объектов различного назначения.

10. Рекомендовать научным учреждениям провести геоботанические, стратиграфические, флористические, ландшафтно-гидрологические и экологические исследования болот, выделенных в качестве заповедников и целевых заказников с последующей публикацией материалов по каждому объекту.

11. Рекомендовать Институту экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича, Институту торфа и Центральному ботаническому саду АН БССР совместно с Биологической секцией Совета по проблемам биосферы АН БССР разработать комплексную программу исследований по антропогенным изменениям болот и их охране. Считать целесообразным разрабатывать данные программы в других республиках. Ботаническому институту им. В. Л. Комарова АН СССР совместно с секцией охраны растительного мира Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» рекомендовать разработать комплексную общесоюзную программу исследований по антропогенным изменениям болот и их охране.

12. Ввиду того, что Березинский биосферный заповедник располагает исключительно ценными в научном отношении, крупнейшими в западной части СССР болотными массивами, отметить его особую природоохранную и научную значимость. Одобрить комплекс мероприятий по сохранению и восстановлению его природных экосистем (исполнитель — директор заповедника Ю. Н. Чичикин).

Просить директивные органы БССР и МСХ СССР рассмотреть вопросы дальнейшего развития Березинского заповедника в связи с включением его в международную сеть заповедников биосферы.

Рекомендовать Березинскому заповеднику совместно с научными учреждениями АН БССР развивать и углублять экологические и фитоценотические исследования болот, в том числе по мониторингу болотных систем. Просить Главное управление по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему хозяйствам МСХ СССР оказать ему помощь в организации и материальном обеспечении исследований.

13. Считаем целесообразным опубликовать труды данного совещания.

14. Выразить благодарность оргкомитету совещания, Институту экспериментальной ботаники АН БССР и Березинскому заповеднику за хорошую организацию совещания.

15. Просить Министерство топливной промышленности РСФСР и Калининский политехнический институт организовать очередное Всесоюзное совещание по болотоведению и торфоведению в 1982 г. в г. Калинине.

О. Л. Кузнецов, А. И. Максимов.

Институт биологии Карельского
филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 25 II 1980.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (571.6/.64)

В ПРИМОРСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

V. P. SELEDETS. IN THE PRIMORSKY BRANCH
OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Основная работа Приморского отделения ВБО в 1979 г. состояла в обсуждении итоговых докладов ведущих ботаников Приморья, подготовке и участии в XIV Тихоокеанском научном конгрессе (ТНК) (Хабаровск, август, 1979 г.) и XXXIII Комаровских чтениях (Владивосток, декабрь 1979 г.). Продолжался прием новых членов ВБО: к концу 1979 г. ПО ВБО насчитывало 149 членов.

На общих собраниях по ВБО в 1979 г. было заслушано 15 докладов. Доклад **С. С. Харкевича** и **Т. Г. Буч** «Основные результаты ботанической экспедиции на север Хабаровского края» был посвящен итогам ботанических исследований в одном из труднодоступных и малоизученных уголков Дальнего Востока. В результате экспедиции получены новые сведения о флоре этой территории. Поставлен вопрос об организации Джугджурского заповедника.

В докладе **Л. Г. Паймеевой** «Биология морских трав в Японском море» обобщены результаты шестилетних исследований биологии двух видов зостеры (зостер морской и азиатский) в советских прибрежных водах Японского моря. До недавнего времени почти ничего не было известно о биологии и распространении зостеры, не было специальных работ, посвященных проблеме восстановления зарослей зостеры. Установлено, что активный рост зостеры происходит в августе—сентябре, отрастание идет быстро при срезании на высоте 10 см и выше, но при низком срезе (ниже 10 см) рост зостеры подавляется. Исследования по биологии зостеры открывают путь для ее научно обоснованного промышленного использования.

В докладе **А. В. Гутник** «Основные итоги интродукции цветочно-декоративных растений в южном Приморье» показана работа Ботанического сада ДВНЦ АН СССР по изучению биологии декоративных растений и введению в практику цветоводства новых видов и сортов. Собрана значительная коллекция декоративных растений (400 видов в открытом грунте и 200 — в закрытом), которая интенсивно пополняется и изучается.

В докладе «Биологические особенности и охранные меры применительно к представителям рода *Cypripedium* L. в Приморском крае» **Д. Л. Врищ** на примере некоторых представителей природной флоры Дальнего Востока показала, что охрана редких и исчезающих видов растений является очень сложной биологической проблемой.

Общее собрание ПО ВБО, посвященное проблеме «Философские, социальные и хозяйственные аспекты охраны генофонда растений», было проведено совместно с научно-методологическим семинаром отделов ботаники и леса Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР. С докладами выступили С. С. Харкевич, Л. А. Кухаренко, В. Я. Черданцева, К. В. Мигин, А. А. Афанасенко, В. Л. Морозов, В. В. Подмазкин,

С. С. Харкевич рассказал о философских и естественнонаучных аспектах проблемы охраны растительного мира, о состоянии и задачах охраны растительного мира советского Дальнего Востока.

В докладе **Л. А. Кухаренко** «Задачи использования и охраны низших растений дан обзор флоры низших растений на советском Дальнем Востоке, показана их роль в строении и функционировании экосистем, значение для народного хозяйства, в частности роль альгофлоры при решении проблемы чистой воды.

Доклад **В. Я. Черданцевой** «Значение мохообразных в экономике природы» был посвящен флоре и экологии мохообразных, их роли в растительном покрове, особенно на севере Дальнего Востока, где мхи защищают вечномерзлые грунты от термокарста. Велика роль мхов как индикаторов состояния окружающей среды, в частности при оценке характера и степени загрязнения воздушного бассейна.

Пути сохранения и рационального использования дикорастущих плодовых и ягодных деревьев и кустарников были освещены в докладе **К. В. Мигина.** Он дал обзор дендрофлоры Дальнего Востока, показал ее как источник исходного материала для селекции с целью выведения местных сортов, приспособленных к специфическим условиям муссонного климата. На примере различных плодово-ягодных культур отмечена роль внутривидового разнообразия исходных видов для успешной селекционной работы. Показано значение дальневосточного фитогенофонда, рассмотрены пути его охраны, включая создание географической сети ботанических садов и генных банков.

А. А. Афанасенко осветил работу Дальневосточной опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова по охране растительного мира. В настоящее время здесь имеется коллекция, насчитывающая около 7 тыс. видов, разновидностей, форм и сортов плодово-ягодных, зерновых, бобовых, овощных растений и уникальная коллекция амурского винограда. Проводятся большие экспедиционные исследования, в результате которых коллекции пополняются на 250—900 образцов ежегодно. Большое внимание уделяется охране генофонда ресурсных растений.

В. Л. Морозов свой доклад «Охрана растительного мира на фитоценотическом уровне» посвятил в основном заповедникам и заказникам, он показал их роль в охране генофонда растений. Многие участки естественного покрова Приморья и Приамурья заслуживают объявления их охраняемыми территориями с целью охраны генофонда, а также поддержания экологического равновесия.

В. В. Подмазкин проанализировал некоторые особенности мировоззрения малых народов советского Дальнего Востока, их традиции и обычаи, связанные с природопользованием, и направленные на охрану природных ресурсов и экологического равновесия. Природоохранные традиции малых народов и в современную эпоху могут сыграть положительную роль в утверждении принципов рационального природопользования.

В докладе **О. Г. Кусакина** «Растительность шельфа дальневосточных морей» было дано обобщение результатов исследования растительного мира прибрежных вод советского Дальнего Востока, проводившегося докладчиком с 1967 г. Выявлен видовой состав литоральных сообществ, проведена их классификация, определена продуктивность, уточнены границы литорали, разработана схема биогеографического районирования литорали дальневосточных морей.

И. П. Петухова осветила основные эколого-физиологические положения интродукции древесно-кустарниковых растений, рассматриваемые ею как теоретическая база введения в практику орехоплодных и других групп древесно-кустарниковых растений. Необходимо учитывать как биологические свойства видов, так и природные особенности юга Дальнего Востока.

На общих собраниях ПО ВБО с докладами выступили представители ботанических учреждений Москвы и Ленинграда. В докладе «Проблема происхождения и эволюции плодов» **А. П. Меликян** (Москва, МГУ) подробно осветил современное состояние карпологии, ее задачи и проблемы эволюции растений, решаемые с привлечением карпологических данных. Как отметил при обсуждении этого доклада С. С. Харкевич, карпология убедительно свидетельствует в пользу монофилетического происхождения цветковых растений. Доклад **Б. А. Юрцева** (Ленинград, БИН) «Метаарктическая область криофитных флор» был посвящен ботанико-географическим закономерностям дальневосточной арктической флоры, была показана перспективность метода конкретных флор, плодотворно разрабатываемого докладчиком. В докладе «Некоторые вопросы систематики и эволюции семейства *Poaceae*» **Н. Н. Цвелев** (Ленинград, БИН) рассказал о результатах монографической обработки семейства злаков флоры СССР, об их эволюции в связи с изменением условий обитания в масштабах геологического времени, о возможных предковых группах и путях эволюционных преобразований, о роли дивергенции и конвергенции в эволюции злаков; докладчик особо подчеркнул роль гибридизационных процессов в видообразовании.

Активно работали некоторые секции ПО ВБО. Секция интродукции растений и растительных ресурсов (председатель — А. Ф. Журавков, зам. председателя — И. П. Петухова, секретарь — В. Г. Туркеня) провела 7 заседаний, на которых было прочитано 11 докладов: «Элементы строительства экспозиций в ботанических садах СССР» (И. П. Петухова), «Перспективные способы размножения дикорастущих ирисов Приморья» (Л. Н. Миронова), «Биологические особенности представителей рода *Cypripedium* L. в Приморском крае» (Д. Л. Врищ), «Микроклимат и интродукция растений в Приморье» (В. Г. Туркеня), « О путях прогноза интродукции древесных и кустарниковых растений на юге Дальнего Востока» (К. В. Мигин), «Итоги и перспективы интродукции спирей в Приморье» (В. Т. Зорикова), «Коллекция хризантем в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР» (А. С. Прошина), «Коллекция георгин в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР» (А. С. Прошина), «Интродукция роз в ботаническом саду ДВНЦ АН СССР» (Н. В. Македонская), «О дикорастущей флоре Ботанического сада ДВНЦ АН СССР» (В. А. Недолужко), «Особенности развития фиалок в природе и в культуре» (В. Н. Стародубцев).

Секция фикологии (председатель секции — В. Ф. Макиенко, секретарь — Т. Н. Крупнова) провела три заседания, был заслушан доклад В. Н. Мальцева «Использование и выращивание ламинариевых».

Члены ПО ВБО приняли активное участие в подготовке и проведении XIV ТНК. С. С. Харкевич являлся сопредседателем комитета «Ботаника», З. М. Азбукина и Н. С. Пробатова — конвинерами симпозиумов «Грибы, вирусы, бактерии и лишайники — компоненты экосистем в Тихоокеанском регионе» и «Флора и систематика высших растений в Тихоокеанском регионе». Редакционная коллегия по подготовке тезисов докладов комитета «Ботаника» состояла преимущественно из членов ПО ВБО: главный редактор С. С. Харкевич, члены редакционной коллегии — З. М. Азбукина, Н. С. Пробатова, В. Г. Рейфман.

На пленарных заседаниях комитета «Ботаника» были заслушаны доклады **З. М. Азбукиной** «Микологические и фитопатологические исследования в Тихоокеанском регионе советского Дальнего Востока», **В. Г. Рейфмана** «Вирусы растений и их влияние на продуктивность растений», **Ю. И. Манько** и **А. И. Сидельникова** «Сольфатары и растительность», **Л. Н. Егоровой** «Почвенные грибы семейства *Moniliaceae* советского Дальнего Востока», **В. Я. Черданцевой** и **Л. В. Бардунова** «Флора листостебельных мхов Южного Приморья», **Н. С. Пробатовой** «Род *Poa* в северной Пацифике», **П. Г. Горового** «Зонтичные северо-востока Азии», **В. А. Красилова** «О некоторых нерешенных вопросах эволюции растений», **В. А. Розенберга** и **Ю. И. Манько** «Эколого-географические основы ведения хозяйства в темнохвойных лесах северо-западной Пацифики», **Н. С. Шеметовой** «Особенности растительности Сихотэ-Алинского заповедника», **В. Л. Морозова** и **Т. А. Белой** «Экология и рациональное использование высокопродуктивных островных экосистем в северо-западной части Тихого океана», **Л. Н. Васильевой** «Агариковые грибы фитоценозов Приморского края».

В материалах XIV ТНК («XIV Тихоокеанский научный конгресс, Хабаровск, август 1979», Тез. докл. М., 1979) были опубликованы тезисы докладов С. С. Харкевича «Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана», С. С. Харкевича и Т. Г. Буч «Сосудистые растения Корякского нагорья», Б. С.Петропавловского «К созданию станции мониторинга в районе Сихотэ-Алиня», В. И. Таранкова и Н. С. Шеметовой «Динамика растительного покрова в зоне промышленного загрязнения атмосферного воздуха», К. П. Улановой «Роды *Clematis* L. и *Atragene* L. северо-восточной Азии», Г. И. Пономарчук «Таксономия дальневосточных видов рода *Adenophora* Fisch. (*Campanulaceae*)», Н. С. Павловой «География и систематика бобовых советского Дальнего Востока», Г. И. Ворошиловой, Р. А. Королевой, З. В. Опритовой «Диагностическое значение эпидермы листа хвойных советского Дальнего Востока», С. А. Жуковской «Микрофлора сои (*Glycine max* (L.) Merr.) на советском Дальнем Востоке», М. Ю. Горшкова «Видовой состав и географическое распространение ивовых Камчатской области», В. К. Василюка «Дендрофлора Северной Америки как источник интродукционного материала для юга Дальнего Востока», Л. Н. Васильевой «Пиреномицеты северной части Дальнего Востока», И. А. Бункиной «Анализ флоры мучнисто-росяных грибов Дальнего Востока», Д. Д. Басаргина «Молочайные (*Euphorbiaceae*) советского Дальнего Востока», В. Ю. Баркалова «Флора сосудистых растений северных Курильских островов и ее связи с флорами сопредельных территорий», Т. М. Алексеенко «О систематическом положении миоценовых дубов Приморья».

В подготовке и проведении ботанических экскурсий в Сихотэ-Алинском государственном заповеднике для иностранных участников по программе XIV ТНК принимали участие Н. С. Пробатова, В. Я. Черданцева, Н. С. Шеметова, Ю. И. Манько, И. А. Флягина.

На XXXIII Комаровских чтениях были заслушаны доклады В. И. Готванского, С. Д. Шлотгауэр, Р. И. Коркишко «Флора и ландшафты Токинского Становика» и К. Д. Степановой и Л. И. Рассохиной «Луга острова Монерон». Доклады публикуются в 28-м выпуске «Комаровских чтений».

Деятельность ПО ВБО систематически освещается в печати. В 1979 г. было опубликовано 6 статей в газете ДВНЦ АН СССР «Дальневосточный ученый» с подробной информацией о заседаниях и прочитанных докладах, а также о XXXIII Комаровских чтениях.

Ученый секретарь ПО ВБО *В. П. Селедец.*

Тихоокеанский институт
географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 XI 1980.

Vol. 66 *No. 5*

May, 1981

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE USSR

CONTENTS

Page

O. V. Zalensky, T. A. Glagoleva, E. V. Nekuchayeva. Carbon metabolism in some desert plants with succulent assimilating organs 625

V. D. Aleksandrova. Open plant communities of the polar desert of the Alexander Land Island (Franz Josef Land) and their classification 636

A. A. Saghateljan. Geographical analysis of the flora of Mehri District in Armenian SSR 650

V. V. Petrovsky, T. M. Zaslavskaya (Koroleva). On the flora of the right-bank of the Kolyma river near the mouth 662

V. G. Karmanov, G. A. Odumanova-Dunayeva. On the role of photosynthesis in the light interruption of dark processes of photoperiodical reaction in plants 674

COMMUNICATIONS 684

A. L. Zhukova. The *Hepaticae* among the lichens of Tulai-Kirjak Plateau (North-Eastern Taimyr). (684). — **L. I. Vakhtina, G. L. Kudrjaschova.** Cytotaxonomical study in some *Allium* species of the section *Oreiprason* of the subgenus *Rhizirideum* (*Liliaceae*). (695). — **G. G. Oganezova.** Anatomical and morphological study in *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum.* (702). — **T. G. Boikov.** The developmental rhythms of steppe plants and communities from Southwestern Transbaikalye. (714). — **M. H. Akhtiamov, R. V. Urazmetov.** A contribution to the characteristics of the meadow vegetation of the Jewish Autonomous District. (720). — **K. Ya. Bil', V. M. Mediannikov.** The ultrastructure of tallome and transport of photosynthetic products in brown sea algae *Sargassum pallidum* (*Sargassaceae*). (725). — **V. G. Kharitonov.** On the particularities of distribution of diatoms in the north of the Magadan District. (731). — **N. P. Beresenko.** The growth of pollen and pollen tubes in pistil tissues in some cherry varieties. (735). — **Yu. I. Molotkovsky, F. I. Nikolayev.** A concise outline of the vegetation of the reserve «Aral-Paigambar». (741).

NEW TAXA 745

G. S. Rayushkina. On the new species *Rhus* (*Anacardiaceae*) from the North Priaralye oligocene. (745).

FLORISTIC FINDINGS 750

A. D. Bulokhov, E. M. Velichkin, B. S. Kharitonsev. New data on the flora of the Briansk District. (750).

OBITUARIES 754

N. A. Minyaev, O. V. Rebristaya, V. M. Schmidt, B. A. Yurtsev. Alexander Innokentievich Tolmatchev (1903—1979). (754).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 757

A. L. Lypa, I. S. Ivchenko. *E. G. Bobrov.* Coniferae silvificantes Unionis Sovietici. 1978. (757). — **V. M. Vinogradova.** *Luciano Bernardi.* An attempt to revise the genus *Ferulago.* 1979. (760).

CHRONICLE 763

E. L. Lyubarski, V. I. Poluyanova. The second Gordyagin readings. (763). — **O. L. Kuznetsov, A. I. Maximov.** The 6th All-Union conference «Anthropogenic changes and protection of vegetation of swamps and neighbouring areas» (Berezinsky biospheric reserve, BSSR, September 5—7, 1979). (763).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 771

V. P. Seledets. In the Primorsky branch of the All-Union Botanical Society. (771).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

О. В. Заленский, Т. А. Глаголева, Е. В. Некучаева. Метаболизм углерода у некоторых пустынных растений с суккулентными ассимиляционными побегами . . . 625

В. Д. Александрова. Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация 636

А. А. Сагателян. Географический анализ флоры Мегринского района Армянской ССР . . . 650

В. В. Петровский, Т. М. Заславская (Королева). К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья . . . 662

В. Г. Карманов, Г. А. Одуманова-Дунаева. О роли фотосинтеза в прерывании светом темновых процессов фотопериодической реакции растений 674

СООБЩЕНИЯ . . . 684

А. Л. Жукова. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Киряка (северо-восточный Таймыр). (684). — **Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова.** Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* секции *Oreiprason* подрода *Rhizirideum* (*Liliaceae*). (695). — **Г. Г. Оганезова.** Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*. (702). — **Т. Г. Бойков.** Ритмы развития степных растений и сообществ юго-западного Забайкалья. (714). — **М. Х. Ахтямов, Р. В. Уразметов.** Эколого-флористическая классификация луговой растительности Еврейской автономной области. (720). — **К. Я. Биль, В. М. Медянников.** Ультраструктура таллома и передвижение продуктов фотосинтеза в морской бурой водоросли *Sargassum pallidum* (*Sargassaceae*). (725). — **В. Г. Харитонов.** Об особенностях в распределении диатомовых водорослей на севере Магаданской области. (731). — **Н. П. Березенко.** Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок в тканях пестика некоторых сортов вишни. (735). — **Ю. И. Молотковский, Ф. И. Николаев.** Краткий очерк растительности заповедника «Арал-Пайгамбар». (741).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 745

Г. С. Раюшкина. Новый вид рода *Rhus* (*Anacardiaceae*) из олигоцена Северного Приаралья. (745).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 750

А. Д. Булохов, Э. М. Величкин, Б. С. Харитонцев. Новые материалы к флоре Брянской области. (750).

ПОТЕРИ НАУКИ . . . 754

Н. А. Миняев, О. В. Ребристая, В. М. Шмидт, Б. А. Юрцев. Александр Иннокентьевич Толмачев (1903—1979). (754).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 757

А. Л. Лыпа, И. С. Ивченко. *Е. Г. Бобров.* Лесообразующие хвойные СССР. 1978. (757). — **В. М. Виноградова.** *Лючиано Бернарди.* Попытка ревизии рода *Ferulago*. 1979. (760).

ХРОНИКА . . . 763

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова. Вторые Гордягинские чтения. (763). — **О. Л. Кузнецов, А. И. Максимов.** VI Всесоюзное совещание «Антропогенные изменения и охрана растительности болот и прилегающих к ним территорий» (Березинский биосферный заповедник, БССР, 5—7 IX 1979). (763).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ . . . 771

В. П. Селедец. В Приморском отделении ВБО. (771).

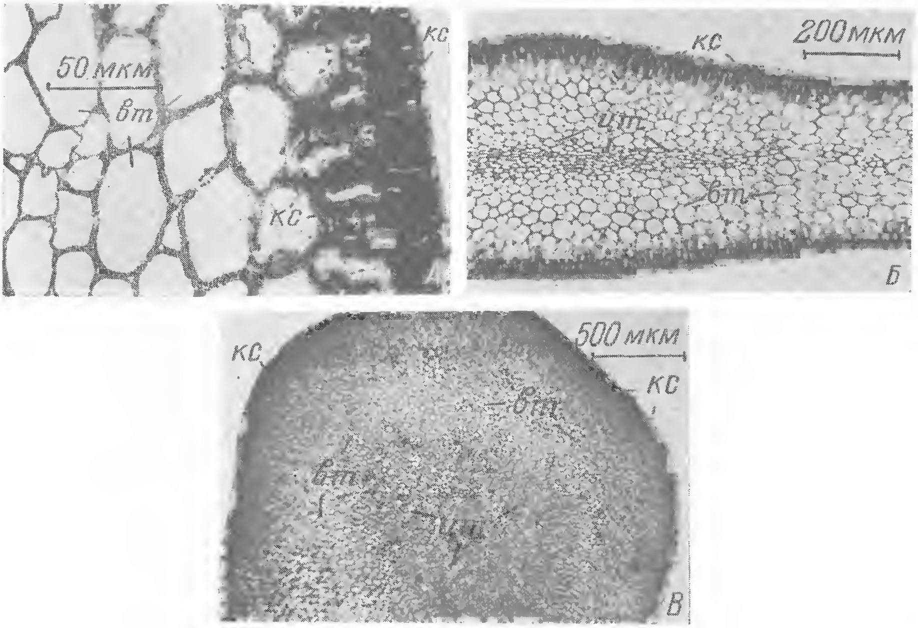


Рис. 1. Анатомическое строение листообразной пластины (*А*, *Б*) и ветвей (*В*) таллома *Sargassum pallidum* на поперечных срезах.

кс — клетки корового слоя, *вт* — внутренняя ткань, *цт* — центральная ткань. Срезы толщиной 1—2 мкм, полученные из материала, фиксированного для электронной микроскопии, окрашивали водным раствором метиленовой сини (1%), забуференной 1% боратом натрия.

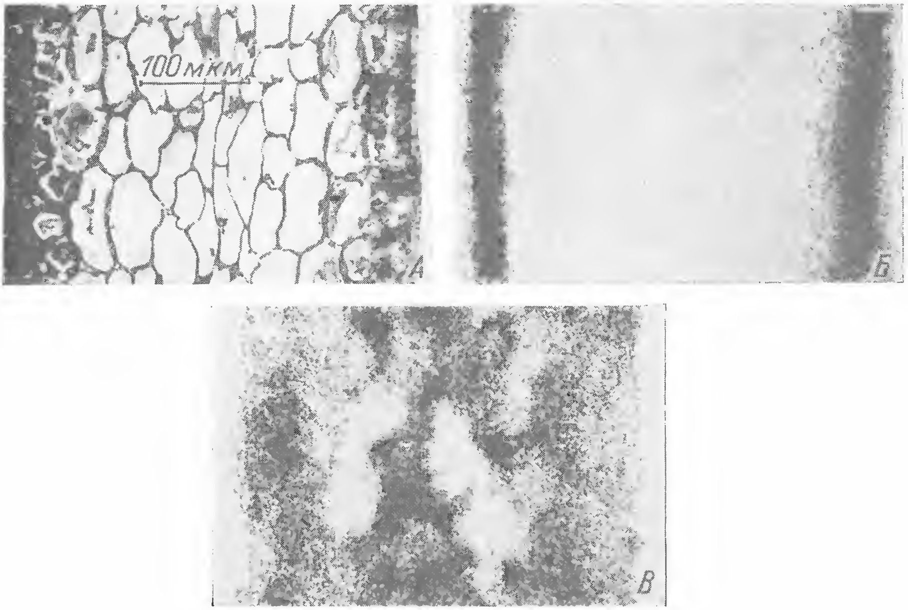


Рис. 3. Распределение C^{14}-ассимилятов в листообразной пластине *Sargassum pallidum*.

А — поперечный срез (окрашивание, как и на рис. 1); *Б* — радиоавтограф, полученный после 5 мин фотосинтеза с $H^{14}CO_3^-$; *В* — радиоавтограф, полученный после 5 мин фотосинтеза с $H^{14}CO_3^-$ и 20 мин оттока с $H^{12}CO_3^-$.

К стр. 728

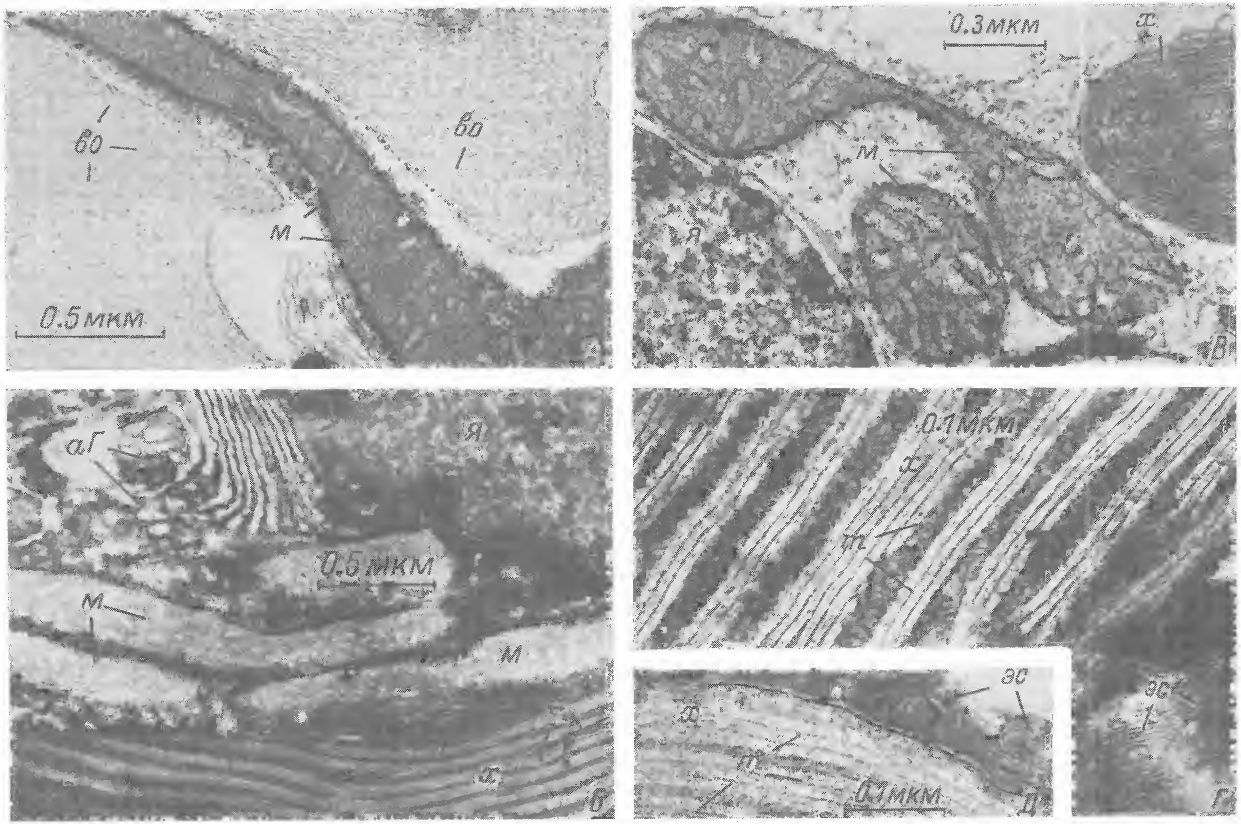


Рис. 4. Ультраструктура органелл клеток корового слоя в талломе *Sargassum pallidum*.

м — митохондрия (*А*—*В*), *во* — волокнистые образования (*А*), *х* — хлоропласт (*Б*—*Д*), *аГ* — аппарат Гольджи, *я* — ядро (*Б*, *В*), *т* — тилакоиды (*Б*, *Г*, *Д*), *эс* — эндоплазматическая сеть (*Г*, *Д*).

К стр. 729

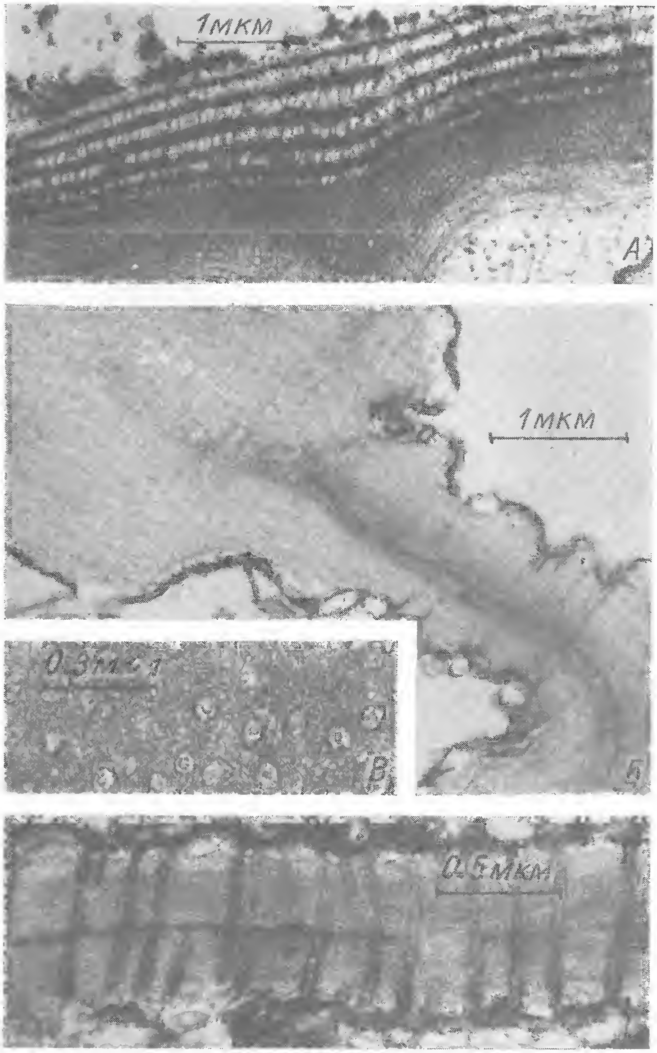


Рис. 5. Ультраструктура клеточных стенок таллома *Sargassum pallidum* на границе с наружной средой (*А*) и внутри фотосинтезирующего слоя (*Б*).

В, *Г* — поперечный и продольный разрезы через плазмодесмы, проходящие в поре и соединяющие соседние клетки в единый симпласт.

К ст. Г. С. Раюшкиной, стр. 745

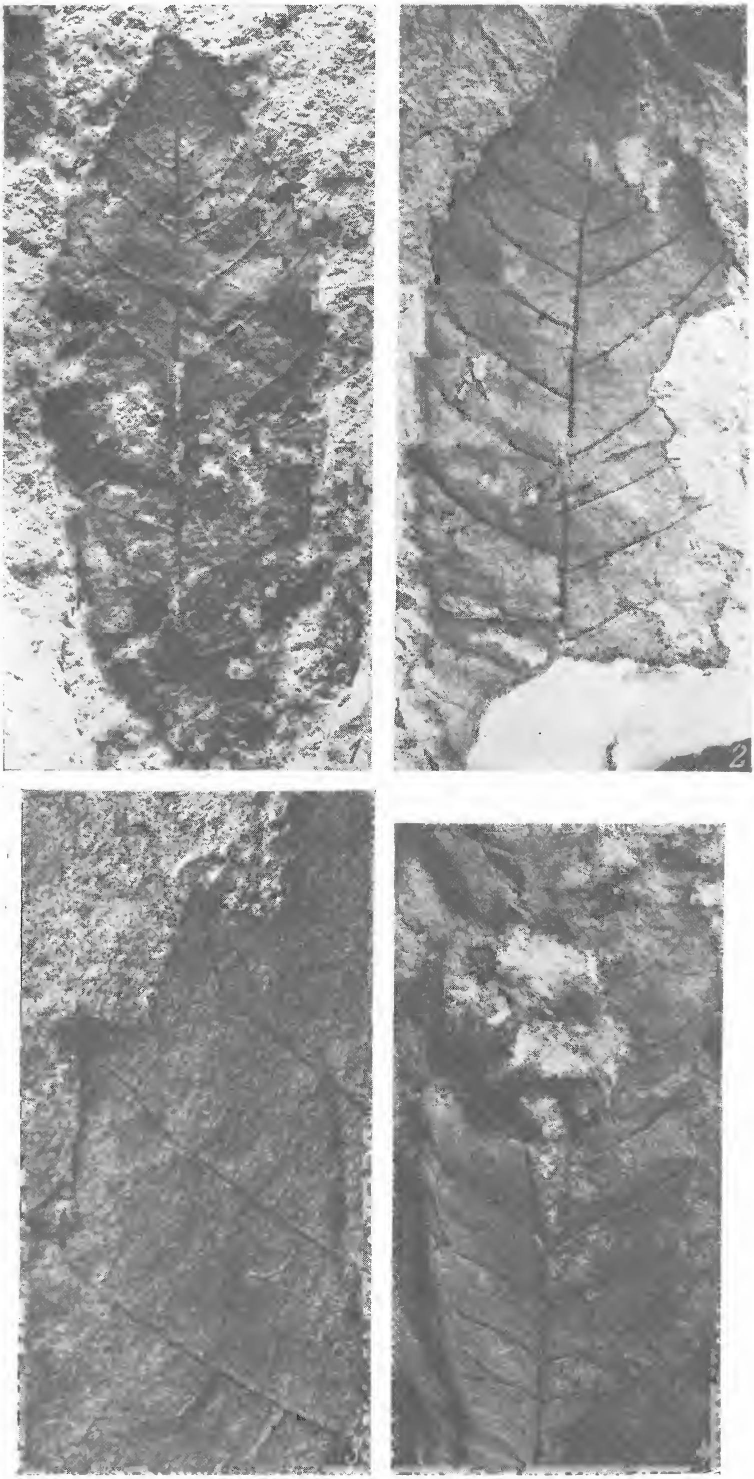


Рис. 4. *Rhus altynica*.

Образцы: *1* — 358/1, голотип, нат. вел.; *2*, *3* — 357/44, 0.9 нат. вел. и его край с увеличением в 3 раза; *4* — 321/125, нат. вел.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1981, т. 66, 5, 625—776